VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

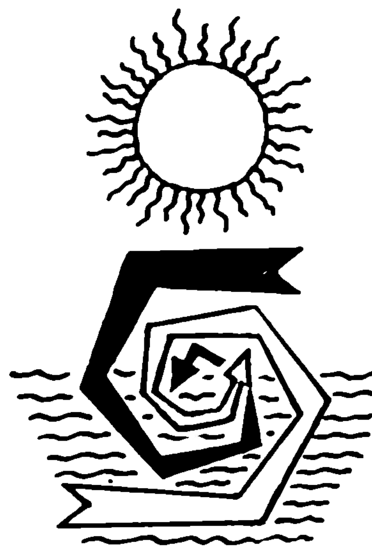
ЖИЗНЬ И СРЕДА ПОЛЯРНЫХ МОРЕЙ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Ордена Ленина Кольский филиал им. С. М. Кирова
Мурманский морской биологический институт

ЖИЗНЬ И СРЕДА ПОЛЯРНЫХ МОРЕЙ





Ленинград
„Наука"
Ленинградское отделение
1989

УДК 574.52 + 551.465.4(268.45)

Жизнь и среда полярных морей. – Л.: Наука, 1989. – 240 с.

В монографии впервые рассматриваются и обобщаются знания об условиях природной среды и особенностях функционирования морских сообществ в зонах интенсивного обмена веществом и энергией морей европейского Севера. Анализируются общие черты строения, динамики и истории полярных морских экосистем, основных океанографических аспектов формирования биопродуктивности морей европейского Севера, особенно в районах полярной фронтальной зоны, у кромки льдов, на границах раздела берег–море и дно–вода. Показана функциональная роль микробных ценозов, сообществ фито– и зоопланктона, криофлоры. Рассмотрены количественные аспекты функционирования пелагических экосистем. Обсуждены систематика и экология краевых бассейнов, структура и изменения донной фауны субарктических районов. Освещены особенности воспроизводства массовых видов рыб и основные пищевые взаимоотношения рыб полярных морей. Дана оценка роли паразитов в экосистемах северных морей.

Ответственные редакторы:

О.А. СКАРЛАТО, Г.Г. МАТИШОВ

Редакционная коллегия:

А.Д. ЧИНАРИНА, В.С. ПЕТРОВ, В.Н. СЕМЕНОВ,
Э.Л. ОРЛОВА, Н.Г. ТЕПЛИНСКАЯ, С.Ф. ТИМОФЕЕВ

Рецензенты:

Ю.И. ПОЛЯНСКИЙ, А.Н. ГОЛИКОВ

Редактор издательства

В.Б. ЗИНЧУК

ЖИЗНЬ И СРЕДА ПОЛЯРНЫХ МОРЕЙ

Утверждено к печати Мурманским морским биологическим институтом
Ордена Ленина Кольского филиала им. С.М. Кирова Академии наук СССР

Художник Л.А. Яценко. Технический редактор В.В. Шиханова

Корректор Г.Д. Адейкина

ИБ № 44116

Подписано к печати 04.08.89. М–34199. Формат 70x100 1/16. Бумага книжно–журнальная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 19.50. Усл. кр.–от. 19.50. Уч.–изд. л. 23.55. Тираж 600. Тип. зак. № 1642. Цена 3 р. 70 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство „Наука".
Ленинградское отделение. 199034, Ленинград, В–34, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства „Наука".
199034, Ленинград, В–34, 9 линия, 12.

Ж $\frac{1903040100-601}{055(02)-89}$ 487–89

© Издательство „Наука", 1989 г.

ISBN 5-02-025691-9

ВВЕДЕНИЕ

Кардинальными для морской биологии и биоокеанологии представляются проблемы экосистемы полярных морей, и в первую очередь Баренцева моря. Как известно, среди морей Северного Ледовитого океана ни одно не обладает таким обилием и разнообразием растительного и животного мира, как Баренцево море. Именно этот водоем был и остается самым перспективным на Севере для решения вопросов, связанных с задачами рыбной и других морских отраслей промышленности.

Однако, как показало время, несмотря на богатейшую жизнь Баренцева, Норвежского, Белого морей, их большие потенциальные возможности, биоресурсы водоемов не беспредельны. Это заставляет нас серьезно думать над механизмами жизнедеятельности растительного и животного мира с широких экологических, экосистемных позиций А это по сути дела глобальные проблемы океана. Сегодня многие основополагающие вопросы экологии полярных морей, в частности энергетические, находятся лишь в самом начале познания. Неясен механизм фотосинтеза у водорослей, трудно достоверно определить продуктивность баренцевоморских экосистем и установить реальную биомассу руководящих морских организмов и такие важные для гидробиологии величины, как первичная, вторичная и конечная продукция Баренцева моря. В этой связи дальнейшие гидробиологические работы необходимо еще больше сориентировать на экосистемные исследования океанической биоты, охватывающие всю гамму условий и процессов, определяющих биологическую продуктивность сообществ.

Неоспорима важность математического моделирования взаимосвязанных физических, химических, геологических и биологических процессов, протекающих в Баренцевом море и определяющих жизнедеятельность водоема. Встает насущная необходимость в широком использовании средств вычислительной техники, методов информатики для формулировки комплекса программ для ЭВМ с гидрологическим, гидробиологическим и прочим информационным наполнением. Все это нужно для расчета реальных экологических ситуаций, разработки рекомендаций по расстановке рыболовного флота и оценке складывающейся промысловой обстановки в северных морях.

В настоящей книге, посвященной вопросам функционирования экосистем полярных морей, мы особое внимание уделяем главным болевым точкам: физическим и биологическим процессам в полярных фронтах и прибрежном блоке океана, особенностям адаптации гидробионтов в Арктике, паразитарному и бактериальному факторам, влиянию земного магнетизма на поведение животных, энергетике трофических уровней и в конечном итоге биопродуктивности северных морей, прогнозу биоресурсов. Последняя проблема крайне трудна, ее до сих пор пытались решить без глубокого учета геофизических, химических и физических факторов, без использования математического моделирования.

Авторы в той или иной мере обращаются к важной проблеме, требующей самого серьезного и постоянного внимания, – охране природы Баренцева и других северных морей. Эта проблема имеет широкий экологический и социальный смысл, так как приходится говорить о влиянии разных форм деятельности человека на среду обитания морских растений и животных. Как показывают многие гидробиоло-

гические наблюдения, качественный состав баренцевоморского зоопланктона, зообентоса, ихтиофауны испытывает флуктуации вследствие климатических и эволюционных факторов. Но сейчас все больше ощущаются результаты хозяйственной деятельности северных стран на акватории, на морском дне и побережье северных морей и, особенно, Баренцева моря.

Данный коллективный научный труд был выполнен в рамках работ по проекту „Баренцево море" общегосударственной программы „Мировой океан" В своих исследованиях авторы опирались на материалы гидробиологических, океанологических, экологических и рыбопромысловых работ, которые имеются в Мурманском морском биологическом институте КНЦ АН СССР (ММБИ), Полярном НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО), Мурманском филиале ААНИИ, Институте Океанологии АН СССР (ИОАН), Севрыбпромразведке БПО „Севрыба" и других учреждениях. Всем сотрудникам, кто собирал и обрабатывал указанный материал, а также всем тем, кто помогал в его анализе и осмыслении авторы выражают свою искреннюю признательность.

Руководитель проекта ГКНТ „Баренцево море" Г.Г. Матишов

Глава 1

ОБЩИЕ ЧЕРТЫ СТРОЕНИЯ, ДИНАМИКИ И ИСТОРИИ ПОЛЯРНЫХ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ

1.1. Общие положения

Любые океанические (морские) экосистемы в совокупности состоят из абиотических (климат, водные массы, морское дно) элементов и биотических (бактерии, растения, животные) компонентов (Зенкевич, 1970; Виноградов, Лисицын, 1981; Пианка, 1981; Одум, 1986). Такие взаимообусловленные комплексы имеют многоступенчатую последовательность от глобальной до локальной. Экосистемы или биогеоценозы глобального порядка определяются крупнейшими геоморфологическими элементами дна и соответствующими им батиметрическими зонами Мирового океана. В число макроэкосистем океана входят шельф (неритическая зона, глубины от 0 до 200 м), материковый склон и материковое подножие (батиаль, глубины до 2500–3000 м), абиссальные равнины (абиссаль, до глубин 5000 м), срединно-океанические хребты (рифтобатиаль с диапазоном глубин от 200 до 3000 м). Рифтобатиаль можно рассматривать как крупнейшую в мире экологическую единицу, характеризующуюся сообществами гидротерм, подводных вулканических гор, трансформных разломов дна и т.п. Нужно также учитывать, что в отличие от сравнительно мелководных мировых шельфов неритическая зона гляциальных шельфов выделяется в 2–3 раза большими абсолютными глубинами (от 0 до 500 м и более, в среднем 350 м) и рядом других геоморфологических признаков, которые определяют специфику структуры популяций и сообществ. Многие свойства и динамика крупнейших экосистем полярных океанов определяются геологическим прошлым. Вообще изучение природы океана важно осуществлять в двух масштабах времени – в „экологическом" (сегодняшнего дня) и „эволюционном" (геологическом времени). Все это ставит на повестку дня проблемы палеоокеанологии и, в частности, гидропалеоэкологии.

Морские сообщества и среда, функционирующие во взаимовлиянии, образуют разнородные экологические блоки (рис. 1). Важной особенностью морских экосистем является перенос энергии и вещества. Органические вещества, необходимые для образования и поддержания жизни в океане, более чем на 90% синтезируются фитопланктоном в верхнем 100-метровом водном слое. В основе всей трофической структуры сообществ лежит первичная продукция, образуемая в процессе фотосинтеза. Вместе с тем стали известны многочисленные экосистемы глубоководных гидротерм срединно-океанических хребтов, развитие которых не зависит от солнечной радиации. Такие подводные экосистемы существуют благодаря процессам хемосинтеза, роль которых в кайнозойской эволюции биологической структуры океана пока не оценена даже в первом приближении (Матишов, 1986а, 1986б).

Совершенно новые представления о круговороте вещества и энергии в морских экосистемах, в основе которого находятся пищевые взаимоотношения, получены в результате сбора пелагической взвеси седиментационными ловушками. Стала очевидной громадная роль морских организмов в фильтрации минерального и органического вещества. Будучи биокатализаторами, они способствуют осаждению детрита из продуктивного фотического слоя на дно окана. Здесь идет перенос энергии в химической форме. Зоопланктоном захватываются дисперсные органические частицы, обрывки растений и гуминовые соединения, которые, пройдя через пищеварительный тракт, превращаются в фекальные пеллеты. Их размеры варьируют от 3 до 100 мкм,

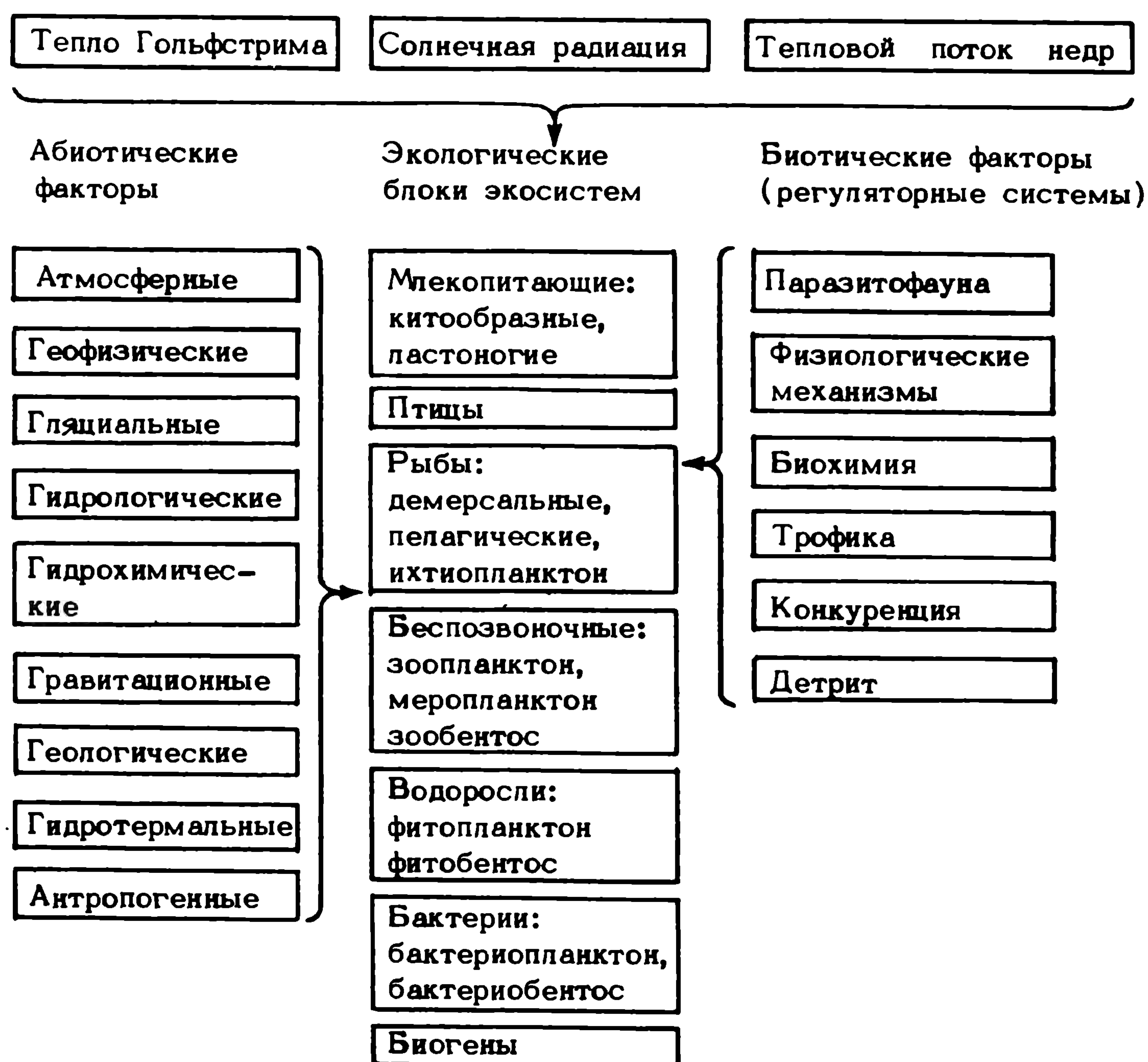


Рис. 1. Концептуальная схема экологической системы северных морей.

а концентрация от 10^4 до 10^8 экз./м^3. Несомненно, что поток органоминеральных фекальных пеллет служит источником пищи для животных пелагиали и бентали.

Количество получаемой энергии является главным фактором, определяющим климатическую, геоморфологическую и биогеографическую зональность. Вместе с тем в полярных океанах велико влияние азональных факторов – адвекции мощных течений, играющих роль энергетической субсидии. Регулируемые потоком энергии экологические системы образуются единством закономерно связанных сообществ и физической среды. Перемещение питательных веществ (растительного детрита, фекальных пеллет) направлено сверху вниз и связано с процессом седиментации. Специфической формой переноса энергии являются мутьевые потоки, которые транспортируют органогенный материал (бентос, скелеты планктона, остатки растений) с шельфа на абиссальные равнины океана. Климатические факторы обеспечивают протекание физических и биологических явлений в морских экосистемах, их динамику и эволюцию. Глобальная смена климата вызывала не менее масштабные преобразования энергетического баланса, круговорота биогенов и других факторов среды обитания морской фауны и флоры и в целом структуры гидробиологических сообществ. Основными производными изменения климата в кайнозойскую эру стали грандиозное материковое оледенение и океанический перигляциал (Матишов, 1984).

Несомненно, что температура относится к наиболее важным факторам природной среды, влияющим на устойчивость и скорость химических реакций, темпы роста организмов, потребность в пище, а также на ферментативный состав клеток. Однако наряду с температурой, светом, соленостью ощутимыми факторами среды обитания планктона и бентоса являются экзогенные силы. С ними обычно связаны непредсказуемые резкие колебания условий среды (например, солености и мутности воды, положения береговой линии и края ледников на морском дне), которые порой оказываются намного более опасными для жизнедеятельности организмов, чем просто экстремально низкие температуры. Регулирующая роль геоморфологических явлений в функционировании морских экосистем особенно заметна на фоне геологической истории полярных океанов.

Наш подход к познанию экосистемных процессов основан на разрабатываемой в ММБИ концепции (Матишов, 1984, 1987а) о генетическом единстве прошлого, настоящего и будущего морских экосистем на всех уровнях их организации. Экосистемы океана испытывают флуктуации, равные геологическим эпохам и фазам, измеряемым тысячелетиями. В то же время на этом фоне проявляется вековая и многолетняя изменчивость. При этом мелкомасштабные явления мало влияют на общую эволюцию океанических экосистем, тогда как экосистемы окраинных морских водоемов более чувствительны к мелкомасштабным временным воздействиям климатических факторов. В этом плане характерно Баренцево море с его реакцией на непостоянство всех временных масштабов, на которые накладывается своеобразие географического положения водоема, расположенного на стыке двух разных океанических систем, арктической и бореальной, имеющих собственную динамику. Этот тезис подтверждается палеогеографическими реконструкциями Северной Европы.

1.2. Оледенение морей Северной Европы

В ледниковые эпохи жизнедеятельность организмов северных морей находилась в полной зависимости от динамики материкового оледенения и последующих этапов их дегляциации. Особую роль играли экзогенные процессы, которым были свойственны две тенденции. Первая – общее сглаживание рельефа дна путем эрозии и аккумуляции осадков ледниками в ходе глобального переноса обломочного материала с континентов в направлении ложа океана. Суммарный эффект деятельности экзогенных факторов заключался в перемещении вещества с высоких гипсометрических уровней (шельфа, фотической зоны океана) на более низкие при непосредственном участии силы тяжести. Вторая тенденция выражалась в образовании скульптурных горных сооружений в процессе глобальной океанской циркуляции (абиссальные осадочные хребты) и гидробиологической жизни (рифовые горы).

Явления океанического перигляциала, распространявшиеся до субтропических широт, нарушали обычные зоогеографические границы и закономерности, которые определяются местоположением и развитием полярных фронтов, апвеллингов и других контактных зон (термоклин, лизоклин, галоклин). Таким образом, изменялось установившееся экологическое равновесие в органическом мире океана. На огромных акваториях изменялись факторы, влиявшие на биопродуктивность морских экосистем. В первую очередь происходило преобразование абиотических компонентов, таких как освещенность и температура верхнего слоя океана, количество кислорода, углекислого газа и питательных веществ (фосфор, азот, кремний). Вслед за ними в морских экосистемах становились иными связи и обмен между биотическими компонентами, включающими фитопланктон, фитобентос, бактерии, зоопланктон, зообентос, ихтиофауну, морских млекопитающих, птиц и органический детрит.

Обращаясь в общих чертах к „великим" оледенениям Баренцева моря, отметим, что типично гляциальный баренцевоморский шельф был не один раз ареной действий ледников, которые стекали с окружающих материков (Матишов, 1984, 1987а). В южной части моря более чем в 150 км от берегов в новейших отложениях широко встречаются обломки скандинавских и кольских кристаллических пород. Геохронология оледенения дна нам пока мало известна. Можно лишь кое-что предположить на основе морского геолого-геоморфологического материала и корреляции его с четвертичными событиями на побережьях (рис. 2). Вероятно, в максимум последнего оледенения (18-20 тыс. лет назад) большая часть шельфа была покрыта материковым льдом толщиной до 300-700 м. Соседние ледниковые потоки могли смыкаться своими плавучими шельфовыми ледниками в больших впадинах дна центральной части Баренцева моря. Здесь же вероятны морские акватории с дрейфующими айсбергами и паковыми льдами. Во время дегляциации ледники сокращались, их отступание сопровождалось рядом осцилляций. В позднем дриасе (11.0-10.0 тыс. лет) материковый лед не выходил за пределы фьордового

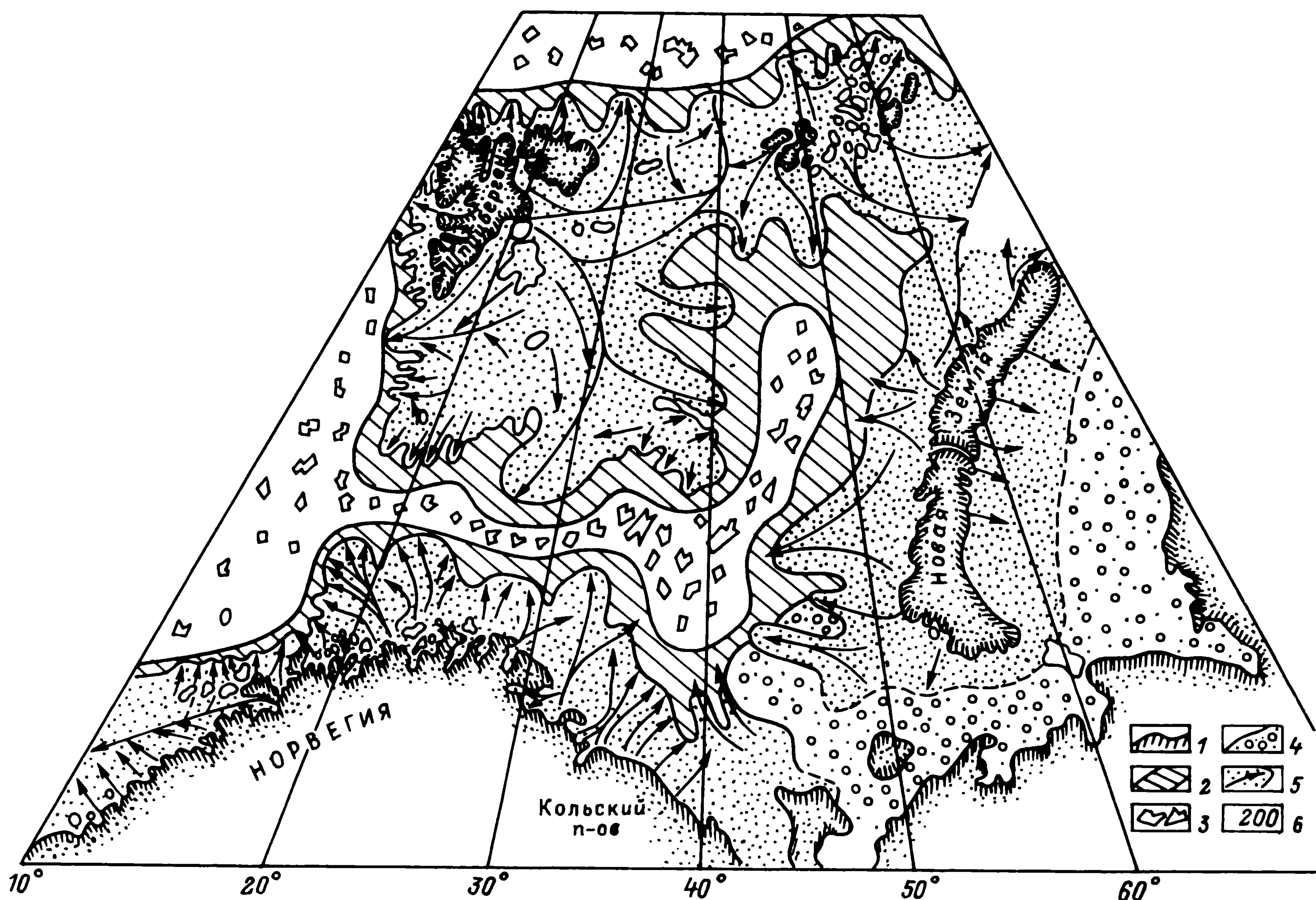


Рис. 2. Вероятное развитие материкового оледенения на шельфе Баренцева моря в позднем плейстоцене (18-20 тыс. лет назад).

1 – ареал материкового льда (надонного); 2 – плавучий шельфовый материковый ледник; 3 – паковые льды и дрейфующие айсберги; 4 – островная мерзлота морского дна; 5 – материковый (надонный) лед и линии его тока.

побережья. Локальные ледниковые купола, видимо, развивались на Медвежинско-Надеждинской и Центральной возвышенностях. На Шпицбергенской банке ледники в основном двигались в южном и западном направлениях, используя при этом дочетвертичные долины. Такая резкая асимметрия Медвежинско-Надеждинского ледникового покрова, видимо, обусловлена сравнительно сухим и суровым климатом, господствовавшим в центральной области Баренцева моря. Анализ следов оледенения на острове Надежды показал, что штрихованные поверхности здесь связаны с действием пакового или дрейфующего льда (Hoppe, 1981). В то же время поднятые береговые линии являются свидетельством былого существования ледника. В этой связи Г. Хоппе усомнился в своих прежних выводах о распространении на Шпицберген гипотетического ледникового покрова с шельфа Баренцева моря.

В поздней висле Шпицберген мог быть скрыт относительно маломощным (1-2 км) ледником с центром на востоке архипелага. Видимо, основная масса материкового льда накапливалась в районе пролива Ольги, Стурфьорда, о-вов Северо-Восточная Земля и Эдж. Отсюда активные ледники растекались по Медвежинскому желобу на восток в сторону Центральной возвышенности, на юго-запад в направлении Норвежского моря (рис. 2). Вполне вероятно, что во время последнего оледенения (21-17 тыс. лет назад) материковые льды, стекавшие с Новой Земли, Северного Урала и Кольского п-ова на юго-восток баренцевоморского

шельфа, включая Печорское море, несинхронно устремлялись на морское дно. В таких ситуациях крупные Гусиная, Северо-Канинская и другие банки могли развиваться в наземных перигляциальных условиях. Отмеченные несоответствия могут быть объяснены местными климатическими особенностями, и в первую очередь характером циклонической циркуляции, определяющей количество выпадающих осадков.

Обращаясь к вопросам палеохимии океана следует сказать, что в морской воде, средняя соленость которой 34.7‰, как известно, преобладают хлориды. Содержание ионов хлора в такой воде достигает 19 г/л. Поэтому неслучайно в качестве геохимического индикатора колебаний морской солености используется хлорность иловых растворов. В частности, ионы хлора (Cl) дают наиболее надежные материалы для определения направленности изменений солености придонных вод во время захоронения. Анализ химического состава погребных иловых вод в 2–3-метровых колонках донных отложений Баренцева моря показал, что захороненные воды по солевому составу в общем соответствуют морским водам (Павлова, 1987). Вместе с тем в целом ряде случаев вязкие глинистые отложения дна шельфовых желобов характеризовались низким содержанием хлора (16.5–18.9 г/л). Эта разница в 1–2 г/л свидетельствует о существовании в доголоценовой истории баренцевоморского бассейна фаз опреснения вод.

1.3. Особенности эволюции морских экосистем

Как нам представляется, в позднем кайнозое эволюция экосистем океана характеризовалась регрессивным и трансгрессивным циклами, отражавшими крупные этапы истории климата и геоморфологического развития земной поверхности. Регрессивные циклы в морских экосистемах соответствовали периодам материковых оледенений. В такие моменты формирования среды обитания организмов на континентальных окраинах господствовали денудация и перерывы в осадконакоплении, субаэральная эрозия шельфа и активизация мутьевых потоков, массовый вынос осадочного материала в абиссаль, резкое смещение к экватору климатических и биогеографических зон. Происходила глобальная деградация шельфовых экосистем и расширение наземных биогеоценозов. Трансгрессивные циклы экосистем связаны с общим потеплением климата и подъемом уровня океана в межледниковые эпохи. С мощной адвекцией теплых вод в заполярные регионы океана проникали бореальные виды организмов. В эти эпохи происходил расцвет экосистем шельфа и пелагиали полярных океанов. По составу биогенных осадков (карбонат, кремний, фосфориты) можно проследить зоны повышенной продуктивности, связанные с полярными фронтами и апвеллингами.

Во время оледенений экология гляциальных шельфов определялась материковыми льдами, которые сковывали громадные площади морского дна (Матишов, 1987а). Достигавшие сотен метров вертикальные гляциоэвстатические движения на побережьях областей оледенения, отсутствие стока северных рек, трансформация структуры метеорологических полей, вариации общей циркуляции в атмосфере и океане коренным образом изменили ход событий в биосфере. В открытом океане больше других были затронуты организмы, живущие в толще воды (планктон). В стадии максимального развития покровных оледенений льды растекались до края шельфа Северной Европы, Гренландии, Канады, Антарктиды. Не исключена асинхронность формирования крупных ледниковых покровов на морском дне. В таких ситуациях ледники коснулись жизни как планктонных, так и бентосных сообществ шельфа.

На гляциальных шельфах северного полушария морские экосистемы под влиянием материкового льда редуцировались или прекращали свое существование. Исчезали, например, экосистемы губ, фьордов, эстуариев и других видов лиманов. Морские

организмы вынуждены были переселяться в более низкие широты океана, например в Средиземное море или Мексиканский залив. Лишь вдоль внешнего края шельфа могли протекать биологические процессы, включая фотосинтез, регенерацию питательных веществ, трофические связи. Однако низкие температуры воды ограничивали их деятельность. О структуре донных и пелагических сообществ тех времен имеются лишь отдельные предположения. Известно, например, что возникали сухопутные мосты в Северном море, на месте Берингова пролива, что создавало благоприятные условия для миграции животных.

При гляциоэвстатических регрессиях моря перигляциальные шельфы представляли собой в основном арктическую тундру, развивавшуюся в условиях воздушной среды. Морские биологические сообщества на таких шельфах находили место вблизи материкового склона, там где проходила береговая линия океана. Для свободного перемещения морских организмов помехой служили материковые льды, айсберги, изменчивость уровня моря и глубины дна, колебания температуры и солености воды. Развитие морских экосистем выражалось изменением во времени видовой и популяционной структуры организмов и биоценотических процессов.

В эпоху оледенений воды тёплого Северо-Атлантического течения почти не проникали в моря Северной Европы, вследствие чего северный край арктического полярного фронта перемещался из Баренцева моря в Северную Атлантику (Бараш, 1983; Матишов, 1984). Поэтому экологические процессы и особенности жизнедеятельности морских организмов у кромки морского льда и плавучих материковых ледников, в полярных фронтах привлекают к себе большое внимание (Ruddiman, Mc Jntyre, 1981). С их динамикой связаны распределение биогенных солей в толще фотического слоя, многолетние изменения состава и обилия планктона, нагул и размножение рыб, откорм птиц и морских зверей (китов, белух). Разумеется, знание общих закономерностей эволюции, структуры полярных фронтов во времени и в пространстве необходимо для экологического прогнозирования их изменчивости в ближайшем будущем.

Обращаясь к последней (18-20 тыс. лет назад) геологической эпохе полярных морей, следует отметить оледенение шельфа Баренцева и Норвежского морей, перемещение береговой линии к зоне материкового склона, крупномасштабные миграции Полярного фронта в умеренные широты океана, почти сплошное покрытие сопряженных акваторий мощными льдами и дрейфующими айсбергами, что принципиально изменяло среду обитания морских организмов. В это время в Баренцевом море жизни не было, а в Норвежско-Гренландском бассейне она была сосредоточена либо на материковом склоне, либо в криопелагических биоценозах. Естественно, что биопродуктивность в этих бассейнах была минимальна (Vincent, Berger, 1981). По мере позднеледникового потепления и таяния льдов, приведшего к глобальному опреснению поверхностного слоя океана, происходили формирование современной атмосферной и океанической циркуляции и последующее становление современных экосистем, прежде всего Северной Атлантики, а затем ее окраинных морей - Норвежского, Баренцева, Гренландского и Белого.

Последние 10 тыс. лет отличались наибольшим динамизмом океанических структур. Самая высокая биологическая продуктивность экосистем наблюдалась в атлантическое (около 6.5 тыс. лет назад) и суббореальное (около 3.8 тыс. лет) время. Свидетельством этого являются наиболее представительные для этого периода пласты отложений планктонных и бентосных организмов как на шельфе, так и в абиссальных равнинах. Так, в колонках из Норвежского моря на фоне тонкого сантиметрового слоя современных фораминифер выделяются пласты в 5-10 см планктонных фораминифер атлантического и суббореального времени. В это же время на западе Баренцева моря продукция донных фораминифер была почти на порядок выше (150-500 тыс. экз./50 г), чем ныне (5-50 тыс. экз./50 г). Новейшие отложения также свидетельствуют о наличии вековых колебаний температуры, солености, ледовитости морей, скорости течений и циркуляции. Вероятно, распресненные шельфовые водоемы северных морей сначала заселялись эстуарно-

арктическими сообществами. Вслед за ними по мере осолонения морей стали проникать арктические и высокобореальные виды морской флоры и фауны, способные жить в широком диапазоне солености (10–30 ‰).

В целом пути расселения на север руководящих видов морских организмов, общая картина формирования голоценовых и сегодняшних ареалов фито- и зоопланктона, а особенно бентоса остаются малоизученными. При палеоэкологических реконструкциях не всегда можно учесть то, что многие донные животные, например такие, как полихеты, ракообразные, моллюски (мидии), иглокожие (морские ежи, звезды) имеют планктонные личинки и тем самым относятся к меропланктону. Современная система теплых течений Гольфстрима переносит массу пелагических личинок и мальков бентосных организмов. Поэтому изменение распространения живущих в северных морях донных беспозвоночных часто происходит путем личиночного переноса и связано с особенностями их дрейфа. В целом же северный дрейф личинок может дать гораздо больший материал для естественного отбора на холодостойкость, чем продвижение взрослых особей в сторону более холодных вод.

Настоящее время можно охарактеризовать как середину межледниковья. Описанный выше ход исторического развития привел к наблюдаемому сейчас состоянию экосистем морей европейского Севера. Прогнозируя будущее, необходимо прежде всего опираться на известные нам палеогеографические закономерности. Они указывают, что мы находимся в самом начале очередной ледниковой эпохи, которая может наступить в ближайшие тысячелетия. В то же время в рамках мелкомасштабной изменчивости мы переживаем стадию похолодания, которая продлится еще около пяти лет (Бочков, 1982; Галкин, 1987). Таков естественный ход временной динамики климата. Однако это состояние нельзя, к сожалению, расценивать как „первозданное", поскольку на естественные процессы впервые наложился мощный полувековой пресс человеческой деятельности, особенно усилившийся в последнее десятилетие.

1.4. Строение и современное функционирование морских экосистем

Современное состояние экосистем морей Северной Европы определяется спецификой взаимодействия абиотических и биотических факторов, движущим механизмом которых является тепло, поступающее с солнечной энергией и водами системы Гольфстрима. Кроме того, велико воздействие Полярного Арктического бассейна. Кроме теплосодержания среди факторов, значимых для экосистем, развивающихся в холодных и теплых водах, в первую очередь следует назвать солезапас, скорости потоков вещества, стратифицированность водной толщи (пикноклин), внутренние волны, ринги различных масштабов и происхождения, топографические эффекты, наличие льдов и многие другие, а это по сути дела глобальные факторы развития океана (рис. 3).

Еще в начале нашего столетия Н.М. Книповичем и К.М. Дерюгиным была подмечена исключительная значимость направленных сезонных и многолетних колебаний теплосодержания вод Баренцева моря (Зенкевич, 1977). В дальнейшем стало известно, что „потепление" Арктики способствует продвижению на север и восток теплолюбивых гидробионтов, а „похолодание" – продвижению на юг и запад холодолюбивых форм. Данное явление хорошо прослеживается на бентосных организмах, имеющих постоянные контуры обитания. В большинстве случаев они неспособны передвигаться на значительные расстояния, будучи связаны с формами рельефа и типами донных отложений. Кроме того, при смещении границ обитания видов в аномально холодные и теплые годы происходит перестройка качественной и количественной структуры донных биоценозов (Антипова, 1978а, 1978б; Зенкевич, 1977; Галкин, 1987). По сравнению с 20-ми годами (данные первых

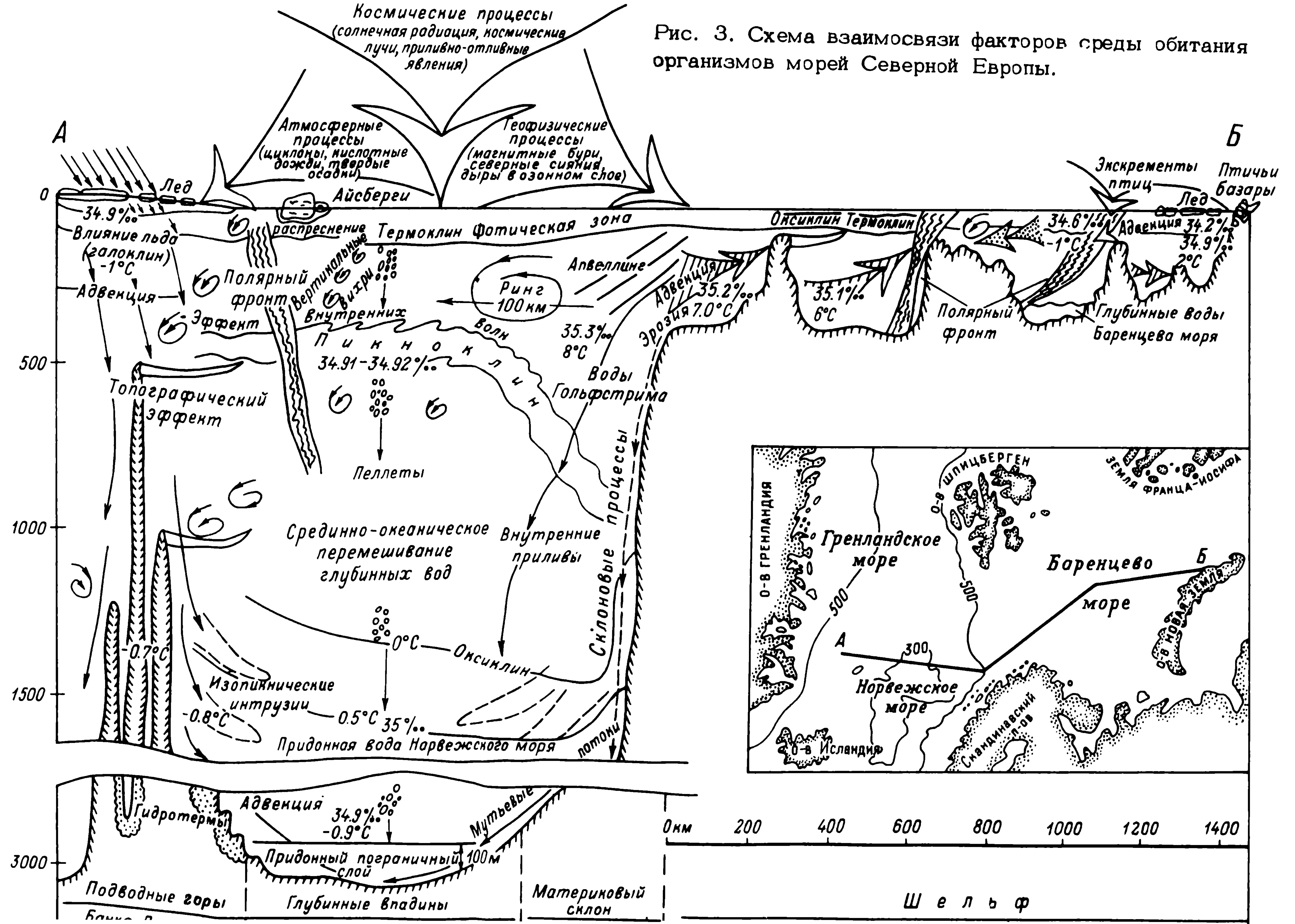


Рис. 3. Схема взаимосвязи факторов среды обитания организмов морей Северной Европы.

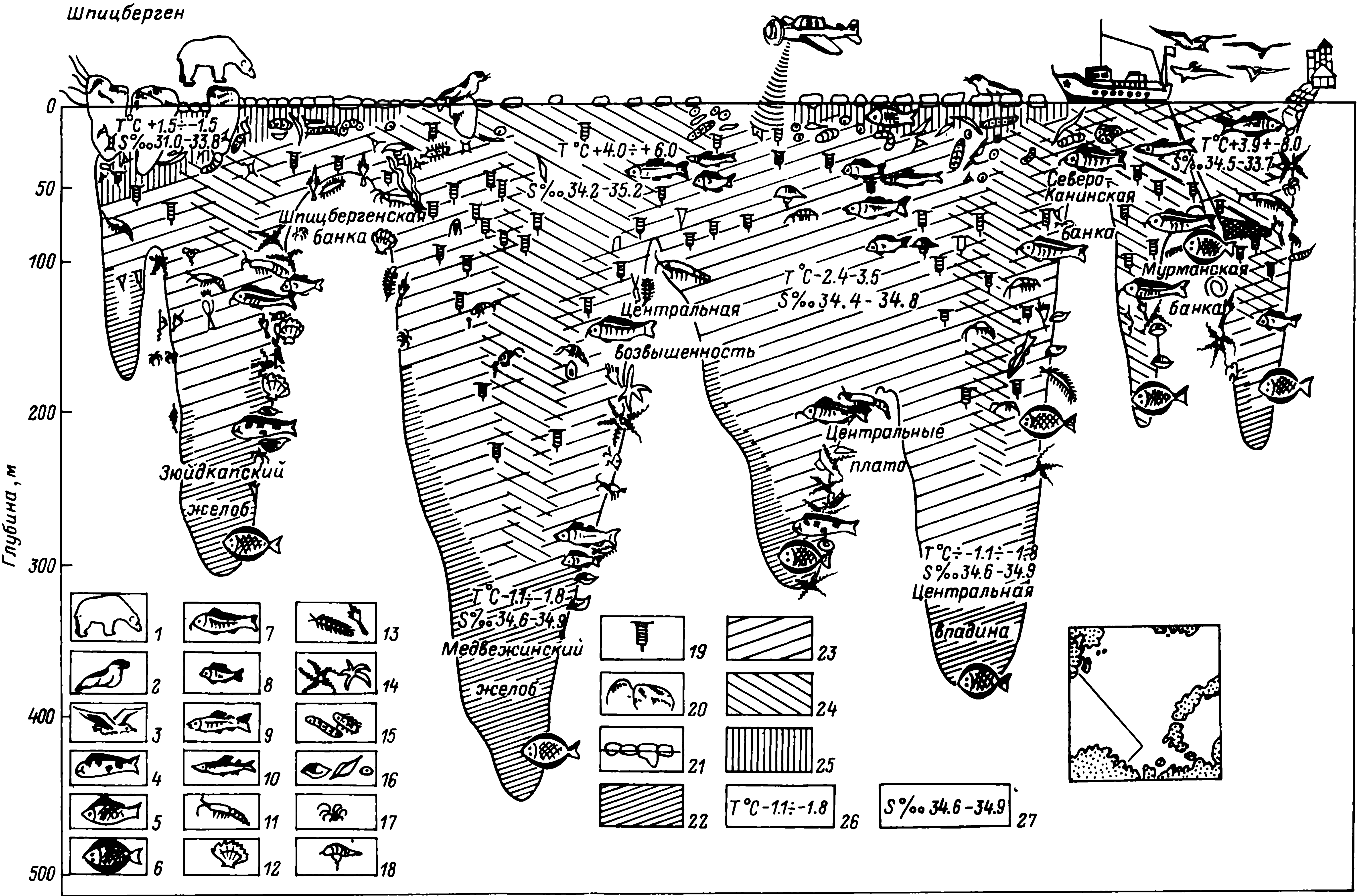
съемок Л.А. Зенкевича, В.А. Броцкой, З.А. Филатовой) к концу 60-х и началу 70-х годов в результате похолодания, а также отчасти, возможно, и вследствие отрицательного влияния донного тралового промысла 50-60-х годов, в большинстве открытых районов моря биомасса бентоса уменьшилась в 1.5-3 раза (расчеты В.Н. Семенова). Во многих донных биоценозах произошла смена доминантов за счет резкого сокращения численности и биомассы или исчезновения части бореальных и бореально-арктических видов и замещения их более холодноводными формами. Частично изменилась и трофическая структура бентоса в ряде районов. Второстепенные формы становятся доминирующими, доминирующие - второстепенными. При этом, как правило, срабатывает запаздывающий эффект, обусловленный тем, что многие бентосные организмы живут достаточно долго, а температурный фактор лимитирует в основном выживаемость гидробионтов на ранних стадиях развития. По этой причине, вероятно, и происходят непонятные на первый взгляд изменения зоогеографических границ, положение которых и по сей день служит предметом острых научных споров.

Особое место в структуре морей занимают прибрежные экосистемы, отличительной чертой которых является контакт с населением и средой суши. В прибрежье наблюдаются богатое видовое разнообразие растений и животных и самые высокие величины биопродуктивности на единицу площади. Это способствует циркуляции здесь многих видов паразитов, которые, с одной стороны, выступают как регуляторный фактор (на популяционном уровне), способствующий стабилизации экосистем, а с другой - осуществляют перенос энергии между разными трофическими уровнями. Другая специфика побережья северных морей - высокая концентрация птиц на птичьих базарах. Так, в водах, омывающих птичьи базары, по данным сотрудников ММБИ, фон органических и минеральных форм фосфора и азота превышен в 4-132 раза. Метаболиты морских колониальных птиц представляют собой важные компоненты экосистем, которые до настоящего времени, к сожалению, выпадают из поля зрения при исследовании круговорота вещества.

Отдавая должное значимости экосистем прибрежья, мы тем не менее не должны забывать об определяющей роли организмов пелагиали и бентали в формировании биопродукции наших водоемов. В пелагиали Баренцева моря за счет фитопланктона создается примерно 77 млн. т органического углерода, а за счет фитобентоса в прибрежье только 0.4 млн. т (Романкевич и др., 1982). Возможно, последняя величина занижена и не учитывает продукцию всех макрофитов. Все это говорит о том, что достоверных данных об уровнях продуктивности различных трофических звеньев до сих пор нет. Заслуживает внимания изучение и таких явлений, отражающих полный цикл функционирования морских экосистем, как деструкция органического вещества, рециркуляция органических и минеральных компонентов, седиментация и захоронение органической и минеральной взвеси.

Возникшая в 60-е годы общая несбалансированность трофического цикла, усугубившаяся переловом пелагических рыб, в конечном счете лишила водоем Баренцева моря потребителя зоопланктона. К донным биоценозам сверху увеличился поток детрита (сестона), повышенные порции которого находятся в зависимости от положения меандрирующего полярного фронта. Таким образом, принципиально изменилось распределение энергии между главными компонентами экосистемы. Сейчас при недостатке пелагического корма та же треска переходит нередко на питание бентосом.

Здесь следует еще иметь в виду, что за всю историю исследования бентоса Баренцева моря (20-е, 60-70-е годы) никогда донные сообщества не изучались в комплексе с литологическими и биохимическими особенностями субстрата. Схемы трофической зональности бентоса (Кузнецов, 1970), восстановленные ретроспективно, тоже требуют подкрепления биоокеанологической информацией. По мнению ряда специалистов (Т.В. Антипова, В.Н. Семенов), для общего понимания роли зообентоса шельфа в развитии экосистем сегодня более важно сосредоточить внимание на 3-4 сотнях видов-репрезентаторов, образующих основную био-


Шпицберген
Глубина, м
0
50
100
200
300
400
500
T°C +1.5÷–1.5
S‰ 31.0–33.8
T°C +4.0÷+6.0
S‰ 34.2–35.2
Шпицбергенская банка
T°C –2.4–3.5
S‰ 34.4 – 34.8
Центральная возвышенность
Северо-Канинская банка
T°C +3.9÷+8.0
S‰ 34.5–33.7
Мурманская банка
Зюйдкапский желоб
T°C –1.1÷–1.8
S‰ 34.6–34.9
Медвежинский желоб
Центральные плато
T°C÷ –1.1÷–1.8
S‰ 34.6–34.9
Центральная впадина
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
T°C –1.1÷–1.8
26
S‰ 34.6–34.9
27

массу, чем пытаться определять до вида в каждой пробе все три тысячи видов донной фауны баренцевоморского шельфа. Комплексный анализ руководящих видов – труд, конечно, немалый. На это может понадобиться до 5 лет работы. При этом будет одновременно получена не только новейшая информация о биоценозах бентоса в целом, но и необходимые данные о биоресурсах хозяйственно ценных видов морских беспозвоночных – мидий, гребешка, кукумарии, звезд, ежей.

Говоря о блоках, слагающих экосистему, мы более или менее представляем себе процессы, протекающие в пелагических сообществах, тогда как донные биоценозы шельфа, популяции непромысловых рыб, сообщества морских зверей и птиц, а также взаимодействия между ними во многом остаются для нас загадкой (рис. 4). Например, в отдельные годы в Баренцевом море обитает до 1 млн. особей различных тюленей, динамику популяций и трофику которых почти никто не изучал. Обращая внимание на необходимость интенсификации исследований по изучению популяционной структуры и функционированию указанных сообществ, следует направить усилия не только на выявление пищевых связей, но и на изучение физиологических особенностей, адаптационных возможностей, бактериального и паразитарного факторов, а также других регуляторных механизмов.

Совершенно ясно, что мы не создадим функциональной модели экосистемы до тех пор, пока не построим модели термического, а затем гидродинамического режимов водоема. Только после вычленения и отработки начальных блоков возможен переход к конструированию чрезвычайно сложных биоценотических связей как по горизонтали, так и по вертикали. Такая последовательная схема явится основным алгоритмом для разработки математических программ в целях прогноза и управления отдельными компонентами биогеоценозов. Нам сейчас крайне не хватает данных по численности, продукции, биомассе в каждом экосистемном блоке для расчета потока энергии между ними. Необходимые сведения для характеристики отдельных элементов схемы должны добываться на основе чередования последовательных этапов численных и натурных экспериментов.

Специфическая особенность экосистем высоких широт состоит в их малой сбалансированности в отдельные периоды сезонного развития (сукцессии). Поэтому создание прикладных моделей и глубокое изучение их основных блоков помогут человеку избежать в своей деятельности шагов, способных усилить дисбаланс, чреватый катастрофическими последствиями. Изучение продукционных циклов конкретных экосистем ставит перед нами задачу исследования взаимосвязи их с изменчивостью основных физико-географических факторов (Гершанович, Муромцев, 1982; Биогеохимия океана, 1983; Матишов, 1986а). Так, следует проследить закономерности влияния холодных и теплых климатических периодов на поведение не отдельных видов, например трески, мойвы, а на экосистемы в целом.

Целый ряд крупных проблем, с которыми мы сегодня сталкиваемся, наглядно демонстрирует, что́ может произойти в результате неразумного использования экосистем, идущего вразрез с главными принципами биогеоценологии.

Рис. 4. Экологическая схема Баренцева моря.

Район обитания: 1 – медведей; 2 – морских зверей; 3 – птиц; 4 – зубатки; 5 – камбалы; 6 – палтуса; 7 – трески; 8 – окуня; 9 – семги; 10 – мойвы; 11 – креветки; 12 – морского гребешка; 13 – многощетинковых червей; 14 – морских звезд и офиур; 15–16 – диатомовых и жгутиковых водорослей; 17 – морских ежей; 18 – крылоногих моллюсков; 19 – калянуса и других веслоногих раков; 20 – айсберги; 21 – морские льды; 22 – придонные арктические воды; 23 – прибрежные воды; 24 – атлантические воды; 25 – арктические водные массы; 26 – баренцевоморские воды и температура воды; 27 – соленость воды.

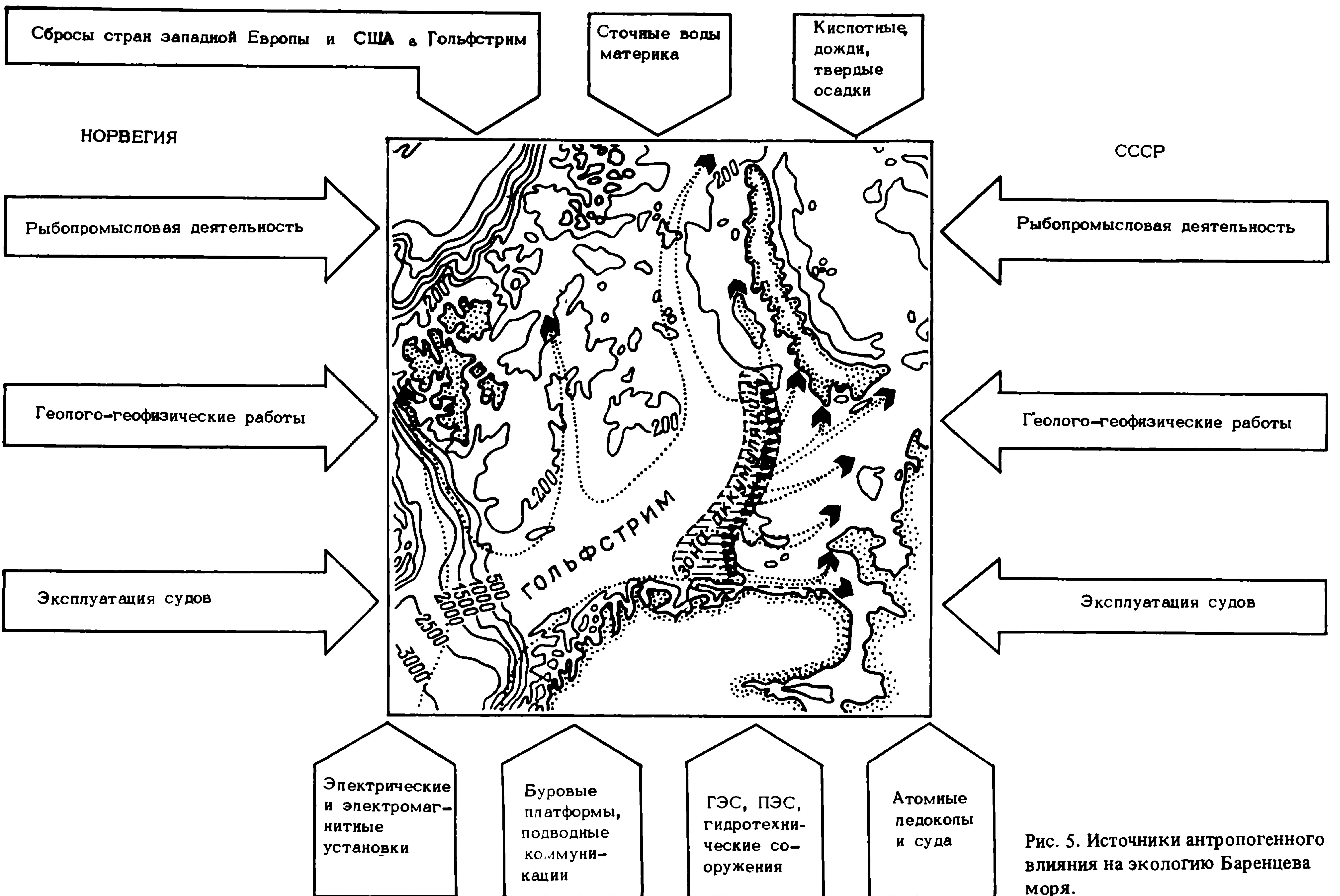


Рис. 5. Источники антропогенного влияния на экологию Баренцева моря.

Если хозяйственная деятельность человека на Севере примерно до послевоенного периода не нанесла серьезного вреда биоресурсам водоема, то, начиная с середины 60-х годов в связи с развитием промышленного рыболовства, становлением обычного и атомного флота, прогрессирующими нагрузками на Севморпуть, гидротехническим строительством, расширением разведки нефти и газа, воздействие человека на экосистемы северных морей стало приобретать все больший отрицательный характер (рис. 5).

Общеизвестно, что основным промысловым объектом Баренцева моря всегда была треска, а в целом – демерсальные рыбы. Ежегодный мировой вылов последних, судя по международной статистике ИКЕС (ICES) за 1954-1986 гг., достигал 2.0-2.5 млн. т. В самые продуктивные для промысла годы (1969, 1974, 1977) вылов трески составлял 1.0-1.2 млн. т, а в 1956 г. – даже 1.4 млн. т (Ихтиофауна..., 1986). В последние же годы в Баренцевом море всех видов рыб вылавливают не более 1 млн. т. Понятно, что на результатах промысла сказались естественные колебания рыбных запасов. К примеру, в 1964 г. общие уловы трески снизились до полумиллиона тонн. Еще в 70-е и в начале 80-х годов возможно допустимый для нашей страны вылов рыбы в Северо-Европейском бассейне достигал величины 1.2 млн. т. За последние годы биомасса промысловых животных в этом бассейне снизилась более чем в 2 раза.

Столь резкие флуктуации запасов в 50-70-е годы должны были уже тогда насторожить морских биологов в плане рациональной эксплуатации экосистем. К сожалению, этого не произошло. Мы незаметно превысили предельно допустимое вмешательство в естественный ход природных изменений, и в Баренцевом море в 1979 г. случился тресковый „инфаркт" В последующем десятилетии депрессивное состояние баренцевоморского стада трески не остановило человека, который развернул промысел мойвы – главного корма трески.

В данной ситуации не было учтено, что вспышка численности мойвы явилась естественным откликом на сокращение пресса основного хищника, т.е. следствием процесса стабилизации экосистемы. Перелавливая мойву, когда мировая добыча ее доходила до 2 млн. т в год, человек возбудил в середине 80-х годов (к 1986 г.) затянувшуюся до сего дня депрессию всей верхней части пищевой пирамиды морской экосистемы. Таким образом, треска, служащая своеобразным индикатором порядка в баренцевоморской экосистеме, стала исчезающим биологическим видом, нуждающимся в серьезной охране. При таком состоянии дел не выдерживают критики существующая теория долгосрочного прогнозирования и заявления о рациональном ведении хозяйства в Баренцевом море.

В этой связи нуждаются в более обстоятельном изучении процессы саморегуляции сообществ полярных морей. В настоящий момент процесс саморегуляции экосистемы и, в особенности, ее отдельных компонентов, прежде всего вследствие бесхозяйственного вмешательства промысла, приобретает черты, близкие к экологической катастрофе. Еще одним свидетельством сказанного может служить критическая ситуация, сложившаяся с численностью мелких пелагических рыб, в частности с сельдью. Как известно, в Норвежском море экологическую нишу северного стада сельди прочно заняли путассу и отчасти мавролики (анчоусы), в Баренцевом море – мойва. Если в балансе потока органической массы, проходящей через пелагиаль Норвежского моря, особых изменений не произошло и человек имел возможность изымать в виде уловов путассу те же сотни тысяч тонн белков продукта, то в Баренцевом море с момента подрыва запасов мойвы экосистема стала работать неэффективно как с точки зрения биологических законов, так и с точки зрения наших хозяйственных интересов. Такого прецедента история Баренцева моря не знает.

Разумеется, фактор перелова морских рыб здесь сыграл главную роль. Однако следует еще иметь в виду характерную открытость баренцевоморской экосистемы, что позволяет ей обмениваться веществом с соседними экосистемами, в результате чего могут происходить регулярные и нерегулярные разрежения сообществ, приводящие к утрате организмов. Возможно, что произошло резкое западное перераспределение популяций мойвы в зону полярного фронта Норвежско-Гренландского бассейна вплоть до акватории Ян-Майена. Это предположение требует проверки комплексом генетических и ихтиологических исследований. Итак, налицо неполная реализация потенциальных продукционных возможностей Баренцева и Норвежского морей. Вероятна также угроза благополучию демерсальным рыбам, следующим в трофической цепочке за сельдью и мойвой. На основе сказанного правомочно поставить также вопрос о выживании трески в условиях крайней ограниченности численности таких объектов питания, как сельдь, мойва, сайка и креветка. Что станет в условиях участившегося каннибализма с воспроизводством окуня или трески и пикши? Не ждет ли их участь атлантического лосося (семги)? Как вообще поведут себя экосистемы в случае неблагоприятных изменений в трофических звеньях? Пожалуй, сейчас однозначного ответа нет. Это серьезная проблема не только биологического, но уже и социально-экономического характера. Вместе с гидробиологами над ней необходимо заранее подумать хозяйственникам и экономистам Баренцевоморья.

Перелов и загрязнение водоемов могут влиять на популяции рыб и генетически: перелов может быть эквивалентом отбора на рыб меньших размеров, а быстрые изменения среды в результате загрязнения могут препятствовать популяции адаптироваться (Wohlfarth, 1986). Вырождение, отрицательный отбор и отсутствие адаптаций - генетические причины упадка морского рыболовства в Баренцевом море.

Кроме перечисленных составляющих антропогенной нагрузки следует обратить особое внимание и на тотальные геофизические съемки, ведущиеся в течение последних 15 лет советскими и норвежскими специалистами. При выполнении этих работ создаются такие мощные геофизические поля (Матишов, 1984; Маттер, 1986), которые несравнимы с естественными и на 2-3 порядка превосходят их по интенсивности. К естественным полям, а именно магнитным бурям, северным сияниям, дырам в озоновом слое и т.п. живые организмы адаптировались определенным образом в процессе эволюции. Стресс же, испытываемый населением Баренцева моря при искусственных электромагнитных и сейсмических „бурях", несомненно ведет к расстройству процессов жизнедеятельности, особенно на ранних стадиях развития гидробионтов, что оказывает пока еще не учтенное влияние на нормальное функционирование экосистем.

Говоря конкретно о площадном сейсмопрофилировании морского дна, при котором подводная пневмопушка излучает порции воздуха в фотическую зону моря, следует оценить эффект гидроудара. Как правило, в 10-метровом слое вокруг пневмоисточника в воде возникает перепад давления в 100-150 атмосфер для того, чтобы сейсмоакустическая волна максимально глубже прошла слои литосферы. Такой подводный гидроудар ведет к неминуемой гибели свободно парящих планктонных личинок рыб, моллюсков, ракообразных. Подобные методы сейсмозондирования свидетельствуют о ведомственном, а не государственном подходе и об отсутствии экологической культуры.

Следует принимать в расчет роль кислотных дождей, загрязненных вод Гольфстрима, промышленных и бытовых стоков с побережья. Только количество бытовых детергентов, включая стиральный порошок, попадающих в Кольский залив, составляет несколько сотен тонн в год. Осадки кислотных дождей в любом количестве крайне пагубны для личинок рыб, дрейфующих на морской поверхности. Некоторые водорастворимые фракции нефти, компоненты буровых растворов, используемых на шельфе Баренцева моря, ведут к необратимым нарушениям работы сенсорных систем рыб и, как следствие, - к изменению стайного, пищевого поведения, внутри- и межвидовых взаимоотношений.

Заключая критический анализ, нужно еще раз обратить внимание на незримый международный источник загрязнения вод, шельфа и донных отложений восточной половины Баренцева моря. К большому сожалению, наше побережье превращается в крупнейшую европейскую свалку изделий химической и других отраслей промышленности. Их нам поставляет Гольфстрим. На берегах Мурмана, Новой Земли кроме фантастических запасов леса уже накопились громадные количества изделий из капрона, пластмассы, полиэтилена, стекла, металла и т.п., период разложения которых составляет многие сотни лет. Ширина этих свалок, лежащих выше литорали, достигает 5–10 м. Пора ставить серьезно вопрос об учете ущерба, наносимого европейскими странами, а также его компенсации.

1.6. Современные задачи морской экологии

Все вышеуказанное позволяет нам говорить о необходимости не только выработки единой концепции, что по себе очень важно, но и руководствоваться ею в изучении и рациональном освоении природы Баренцева моря. Под этим тезисом мы понимаем следующее.

1) Всесторонне взвешенный, т.е. синэкологический подход к изучению и эксплуатации всех звеньев экосистемы. Гидробиологическое прогнозирование должно основываться на анализе как отдельных популяций и видов гидробионтов, так и биоценозов и экосистем.

2) Объектами исследований прежде всего должны быть активные контактные зоны, под которыми мы имеем в виду полярные фронты, прикромочные зоны, пикноклин во всех его проявлениях, различные гидродинамические структуры, граничные поверхности: вода–донный осадок и т.д. Более отдаленная задача заключается в изучении закономерностей формирования и циркуляции придонных вод, гидротермальных сообществ срединно–океанических хребтов.

3) При исследовании пелагических экосистем следует привязываться не к географическим координатам, а исследовать все динамические явления в океанографических координатах. Тем самым мы в корне перестроим стратегию и тактику познания широко известных процессов, механизмы которых нам малопонятны.

4) Мы должны перейти от изучения экосистем методом стандартных разрезов (типа –Кольский меридиан) и контрольных съемок к специализированным биотраверзам и конкретным полигонам, которые помогут воссозданию общей гидробиологической картины. Крайне необходимо один раз в 12–15 лет проводить в течение двух лет тотальные бентосные съемки Баренцева моря с учетом сетки станций „Персея" 20–х годов.

5) Необходимо создание сети биосферных заповедников на шельфе Баренцева моря, впервые возможно на Гусиной и Рыбачьей банках, в губе Дроздовка. Активизировать исследования по выявлению исчезающих видов флоры и фауны с занесением их в Красную книгу охраняемых государством морских гидробионтов. Для этого организовать при Мурманском облисполкоме под эгидой АН СССР межведомственную региональную комиссию экологической экспертизы всех новых проектов хозяйственной деятельности в Баренцевом море.

6) Необходимо всемерное расширение палеоокеанологических исследований, позволяющих в эволюционных масштабах времени восстановить общие закономерности климатических изменений и ход развития биоценозов в кайнозое. Эти работы в совокупности с синтезом современных процессов дадут возможность отчленить от естественных природных явлений антропогенные и теоретически осмыслить будущее экосистем морей Северной Европы.

При указанном методологическом подходе мы можем рассчитывать на разработку научных принципов и выявление достоверных критериев, которые могут лечь

в основу объективных экологических прогнозов. Это даст возможность найти „болевые точки" морских систем, их количественные и качественные оценки с целью выработки стратегии хозяйственной деятельности для предотвращения возможных экологических катастроф.

Прогресс в указанной области возможен лишь при конкретной перестройке в отношении к фундаментальной гидробиологии и океанологии на Мурмане. С начала 70-х годов капитальные вложения в морские отрасли народного хозяйства Севера достигли миллиардов рублей, тогда как финансирование экологических исследований, в том числе и в рамках проекта „Баренцево море", осталось на прежнем уровне (несколько миллионов руб.). Для ликвидации диспропорции в финансировании и техническом оснащении предлагаем всем ведомственным организациям, проводящим работы на акватории Баренцева моря, обратить внимание на фундаментальные исследования с выделением соответствующего ресурсного обеспечения. От точной обоснованности и своевременности принимаемых сегодня экономических решений зависит – повторим ли мы ошибки Байкала, Арала, Финского залива или избежим их.

Глава 2

ОСНОВНЫЕ ОКЕАНОГРАФИЧЕСКИЕ ЧЕРТЫ ФОРМИРОВАНИЯ БИОПРОДУКТИВНОСТИ МОРЕЙ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА

2.1. Особенности среды обитания организмов в зонах повышенной и интенсивной трансформации вещества и энергии

Моря европейского Севера, отличающиеся высокой биологической продуктивностью, в сущности представляют собой часть переходной области между Атлантическим и Северным Ледовитым океанами. Именно здесь воды системы циркуляции южных районов открытого океана достигают предельно высоких широт. Взаимодействуя с атмосферой и холодными полярными водами, они способствуют смягчению климата и формированию обширной зоны смешения водных масс различной генетической принадлежности. Одна из них, обычно называемая арктической фронтальной зоной, или полярным фронтом, пересекает Баренцево, Гренландское и частично Норвежское моря. Над полярным гидрологическим фронтом образуется атмосферный. Это один из самых энергоактивных районов Мирового океана. Зимой здесь до 1/3 времени господствуют штормы, летом они реже, но сильный штормовой ветер и ураганы могут быть в любое время года. Изменение физико-химических характеристик вод во фронтальной полярной зоне во многом определяет общие условия среды обитания гидробионтов, их поведение и трофические связи. В свою очередь активность происходящих во фронтальных зонах процессов зависит от интенсивности адвекции вод системой Северо-Атлантического течения, особенностей их термогалинной трансформации.

В морях Северо-Европейского бассейна система поверхностных течений единая. Норвежское течение, несущее теплые атлантические воды на север, и встречное ему холодное Восточно-Гренландское формируют два обширных циклонических круговорота. Восточная ветвь Норвежского течения – Нордкапское течение, разделяясь на несколько рукавов, входит в Баренцево море и, растекаясь по желобам и обтекая банки, при встрече с местными более холодными арктическими и прибрежными водами образует несколько циклонических циркуляций и целый комплекс фронтов различных масштабов, начиная от мелкомасштабных прибрежных до крупномасштабного полярного. Течения создают большие термические различия между морями Северо-Европейского бассейна: относительно теплое Норвежское море, которое можно отнести к умеренному поясу, соседствует с холодными Гренландским и Баренцевым арктическими морями. Для последних характерна значительная пространственная и внутригодовая изменчивость термогалинной структуры. Преобладающее субмеридиональное направление основных течений благоприятно для дальних миграций рыб, что способствует наиболее полному использованию специфических океанографических условий и кормовых ресурсов бассейна – нересту на теплом юге и откорму в высокопродуктивных водах на севере в районах полярной фронтальной зоны и ледовой прикромочной области.

Наличие ледового покрова со свободной кромкой льда наряду с полярной фронтальной зоной является наиболее характерной чертой Северо-Европейских морей. Устойчивый ледовый покров, существующий в Гренландском и Баренцевом морях большую часть года, оказывает существенное влияние на формирование физико-химических условий среды обитания организмов и продукционно-деструкционных процессов. Во-первых, соли, выделяющиеся из морского льда при его опреснении, изменяют солевой состав подледных вод. Это в свою очередь приводит к увеличению глубины конвективного перемешивания вод под нарастающим плавучим льдом.

Именно таким образом формируется арктическая водная масса. Во-вторых, ледяной покров воздействует на химический состав подледных вод как светофильтр. Особенно заметно влияние этого фактора в ранний весенний период, когда при „чистой воде" на вертикальном распределении химических элементов уже сказывается влияние процессов фотосинтеза, а под еще значительно сплоченным льдом из-за ограниченного проникновения света каких-либо существенных изменений гидрохимического режима не происходит. По мере таяния льдов в прикромочной области образуется поверхностный распресненный слой, в котором соотношение основных компонентов солевого состава также отличается от обычной морской воды. Прикромочные ледовые области в период активных биологических сезонов характеризуются повышенной по сравнению с прилегающими районами биопродуктивностью (Богоров, 1938; Визе, 1944а; Зубов, 1935; Усачев, 1938; Ширшов, 1937). Так, С.И. Барданом (1984) у кромки льдов и в больших полыньях обнаружены массовые скопления развивающегося фитопланктона, повышение значения концентрации хлорофилла „а", снижение зимнего запаса минеральных форм биогенных элементов (кремния и нитратов), что может быть обусловлено их ассимиляцией фитопланктоном, и увеличение содержания аммония и нитритов, характеризующих интенсивность деструкционных процессов. Некоторые исследователи связывают обилие органической жизни у кромки с переходом питательных солей из льда при его таянии в воду (Визе, 1944а; Усачев, 1938), другие – с изменением физических свойств морской воды в процессе льдообразования и ледотаяния (Зубов, 1935) либо с зональностью сезонного хода развития самого фитопланктона (Богоров, 1938; Ширшов, 1937), либо с особенностями тонкой вертикальной термогалинной структуры. Во всяком случае, данный вопрос нуждается в дополнительном изучении.

Как отмечалось выше, от количества проникающих на север атлантических вод и от дальности их проникновения зависят не только ледовая обстановка и положение кромки льдов и полярной фронтальной зоны, но и общие физико-химические условия формирования биопродуктивности бассейна. В этой связи представляет интерес определение границы распространения атлантических вод в количественных терминах. Ранее было показано (Адров, 1985), что по мере продвижения атлантических вод происходит изменение их термогалинных свойств в результате тепло- и массообмена океана и атмосферы. При этом создаются специфические условия для формирования водных масс с климатическими признаками полярных вод, а их генетическая принадлежность определяется системой циркуляции умеренных широт, в первую очередь Северо-Атлантическим течением (Адров, 1985). На основе обобщения T/S-данных 90 тыс. океанографических станций, выполненных в 1950-1975 гг. в водах системы Гольфстрима, выявлена линейная зависимость между температурой и соленостью, указывающая на постоянство для атлантических вод отношения теплообмена к массообмену через границу вода-атмосфера. Для неатлантических вод, большая часть которых в пределах Баренцева моря покрыта льдом, устойчивой связи между температурой и соленостью не наблюдается. Выявленные закономерности были использованы в качестве критерия климатического среднего термогалинного состояния (СТС) водных масс, аномалии которого послужили количественными характеристиками изменчивости термогалинных свойств частиц воды. На основании этих понятий и допущения разделения вод в Баренцевом море на два основных типа (атлантические и неатлантические) и зону трансформации был разработан метод и алгоритм расчета границы распространения атлантических вод в Северо-Атлантическом бассейне (Адров, Смоляр, 1987). Алгоритм был реализован на Фортране. Использованы данные двух съемок Баренцева моря, проведенных в периоды наибольшего (март-апрель) и наименьшего (август-сентябр развития ледового покрова в рамках экспедиции „Барэкс-86". Из сравнения результатов расчета (рис. 6, 7) видно, что атлантические воды превалируют в слое 75 м-дно в течение всего года. Преобладание атлантических вод в верхнем 50-метровом слое наблюдается только зимой. Летом в этом слое картина распреде-

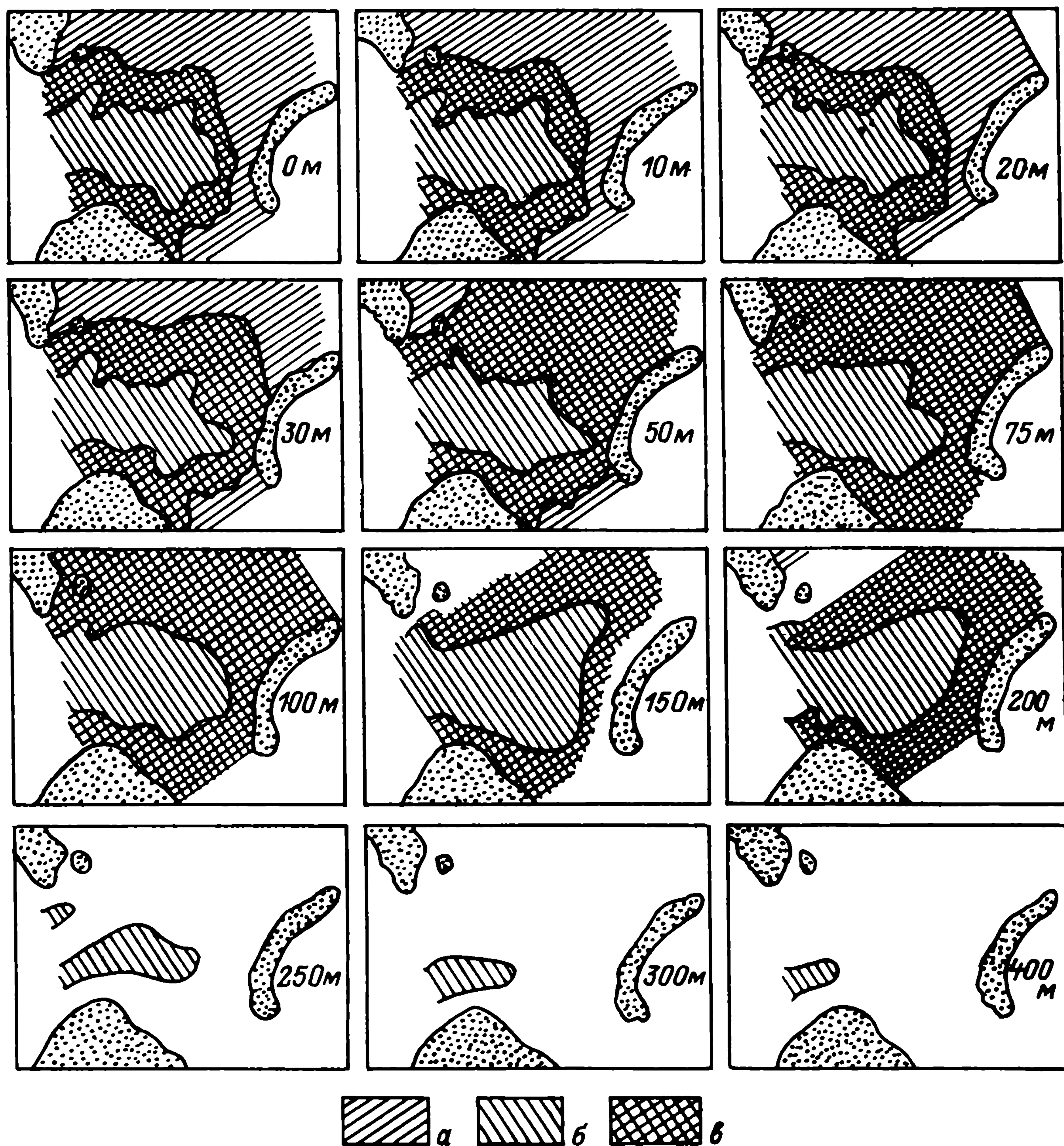


Рис. 6. Распределение водных масс на стандартных горизонтах в марте-апреле 1986 г.

а – неатлантические водные массы; б – атлантические водные массы; в – зона активной трансформации водных масс.

ления водных масс меняется: на горизонтах 0 и 10 м атлантические воды не отмечаются, на горизонтах 20 и 30 м они наблюдаются на отдельных станциях вблизи островов Медвежий и Новая Земля. Начиная с горизонта 50 м и далее на горизонтах 75–200 м площадь, занимаемая атлантическими водами, увеличивается, и в слое 200–300 м они выходят за пределы Баренцева моря в Северный Ледовитый океан.

Неатлантические воды характеризуются значительно меньшим, чем атлантические воды, объемом, так как занимают лишь верхний слой, в основном 0–10 м. Ниже 20-метрового горизонта количество неатлантических вод резко уменьшается, достигая минимальных величин на горизонте 75 м.

В отличие от атлантических вод системы Гольфстрима, генезис которых определяется взаимодействием океана и атмосферы в районах открытого океана, неатлантические воды являются продуктом взаимодействия океана с прибрежными районами и криосферой. Как видно из рис. 7, неатлантическими водами заняты прибрежные районы и районы Баренцева моря, освободившиеся от плавучего льда. Воды зоны трансформации формируются в результате взаимодействия водных масс различного происхождения (арктических, атлантических, прибрежных, придонных

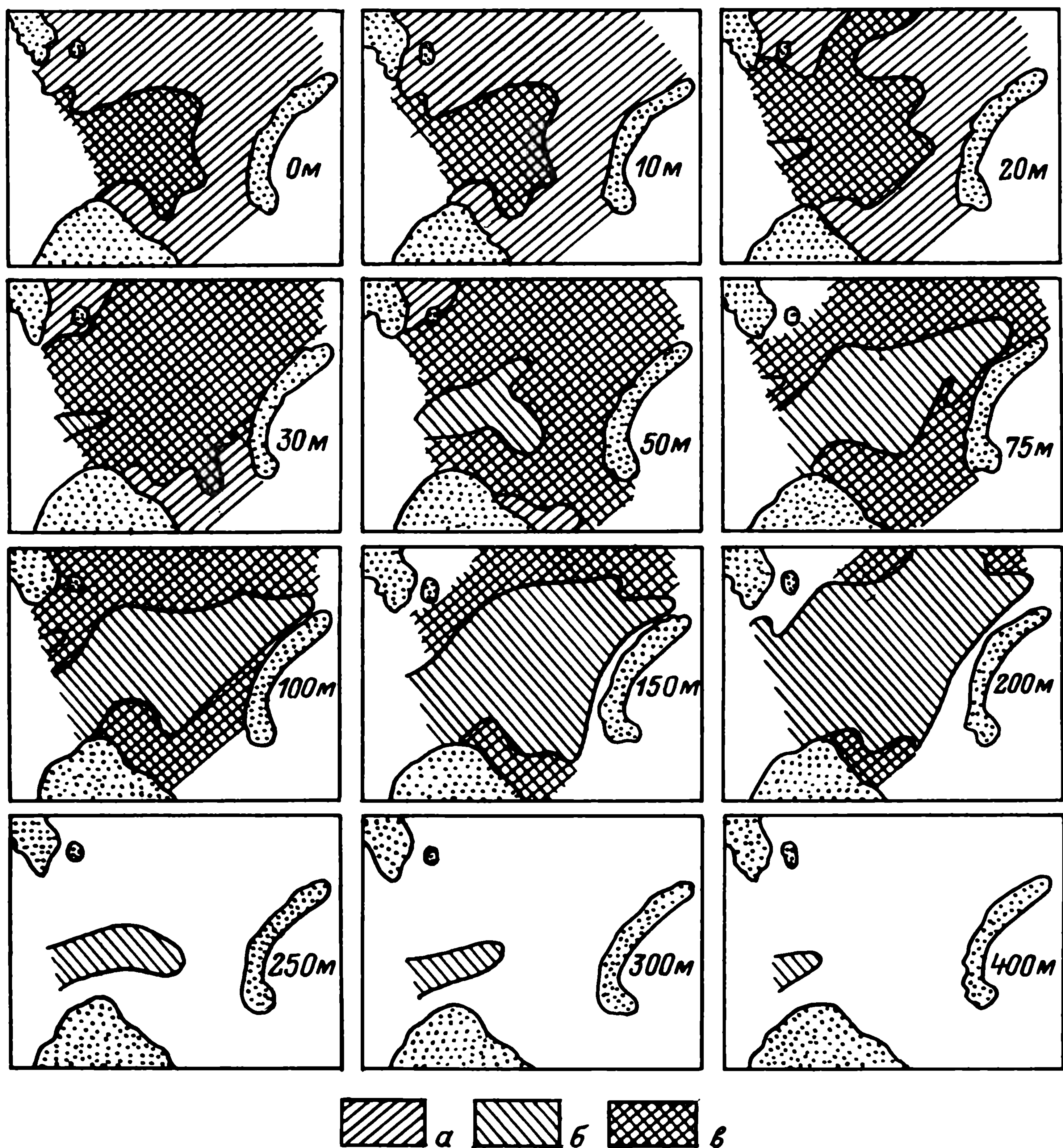


Рис. 7. Распределение водных масс на стандартных горизонтах в августе–сентябре 1986 г. Обозначения как на рис. 6.

баренцевоморских и др.), влияния атмосферы, криосферы и других факторов. В периоды наиболее интенсивного взаимодействия океана и атмосферы (осенью, зимой), приводящего к максимальному переносу водных масс систем циркуляции открытого океана, эта зона сужается, а в периоды наименее интенсивного взаимодействия (летом) – расширяется. Летняя съемка Барэкс (рис. 7) показывает, что на горизонте 30 м зона трансформации занимает почти всю акваторию Баренцева моря, а наблюдавшиеся на глубине 30 м высокие концентрации растворенного кислорода свидетельствуют об оптимальных условиях для фотосинтеза фитопланктона. Оптимум фотосинтеза обусловлен тем, что освещенность на этой глубине достаточно высокая и в то же время источник поступления питательных солей находится значительно ближе, чем для горизонтов 0, 10 и 20 м.

Обладая рассмотренными выше общими океанографическими чертами, определяющими специфику условий формирования биопродуктивности, моря Северной Европы коренным образом различаются характером и ролью геохимических процессов в круговороте элементов минерального питания и органических веществ. Так, если Норвежское и Гренландское моря представляют собой обширные глубоководные бассейны (средняя глубина 1735 м) со сходными условиями на больших и средних глубинах, то Баренцево море – это шельф относительно большой глубины (в среднем 186 м) с чрезвычайно пересеченным рельефом дна, с многочислен-

ными мелководными банками и глубокими ложбинами. Кроме того, в Баренцевом море сильно развиты приливные явления (на Мурманском берегу приливы достигают 3-4 м), в условиях которых формируется богатая флора и фауна литорали. Большая протяженность шельфа, сильно изрезанная береговая линия с обширными литоральными отмелями дают основание предположить, что контактные зоны вода-дно, берег-море выполняют исключительно важную роль в круговороте питательных веществ и трофодинамике морских организмов в Баренцевом море. Сложный рельеф дна, разные грунты и воды, литораль создают здесь большее по сравнению с другими морями бассейна разнообразие экологических условий.

Таким образом, высокая биопродуктивность морей Северо-Европейского бассейна определяется наличием и активным функционированием целого спектра граничных поверхностей или контактных зон, поскольку установлено (Айзатуллин, Романкевич, 1981; Айзатуллин и др., 1984), что именно границы раздела в океане отличаются наибольшим богатством и разнообразием жизни. Особенности трансформации водных масс, сопровождающиеся формированием полярного гидрологического и атмосферного фронтов, наличие свободной кромки льда и мелкомасштабных фронтальных разделов, постоянный подток теплых вод, обилие талых ледовых и береговых вод в весенне-летний период в условиях полярного дня, интенсивный вихревой, ветровой и конвективный обмен водами, теплом, кислородом и питательными веществами до глубин нескольких сотен метров (а в Баренцевом море до дна) создают исключительно благоприятные для развития гидробионтов физико-химические условия. В Баренцевом море, в дополнение к вышеназванным океанографическим факторам добавляется функциональная роль обмена веществом и энергией на границах контактных зон дно (иловые воды, бентосные организмы)-наддонная вода и вода-берег (донные отложения, биоценозы литорали). Именно благодаря совокупности всего перечисленного комплекса океанографических факторов, оказывающих основное влияние на формирование биопродуктивности, Баренцево море занимает особое положение среди морей Северной Европы. Принимая также во внимание относительно высокий общий уровень изученности и значение Баренцева моря для отечественного промысла морепродуктов, становится понятным, почему в последующих разделах данной главы особенности среды обитания морских организмов на границах раздела океана и в градиентных зонах рассматриваются в основном применительно к этому морю.

Особенности вертикальной и горизонтальной структуры полярной фронтальной зоны. Полярная фронтальная зона (ПФЗ) является местом взаимодействия холодных распресненных полярных вод с более солеными и теплыми атлантическими водами. По классификации фронтальных зон и фронтов Мирового океана такие зоны являются квазиперманентными (климатическими) и имеют планетарный масштаб (Федоров, 1983).

Для исследования вертикальной и горизонтальной структуры ПФЗ использовались рейсовые гидрологические данные судов МуГКС,[1] а также данные измерений температуры и солености, полученные в поверхностном слое моря по ходу судна „Дальние Зеленцы".

Атлантические воды, вступающие в контакт с полярными имеют в течение всего года положительную температуру до 10.7 °С и соленость до 35.3‰ (Адров, 1985). Полярные воды включают в себя арктические, субарктические и баренцевоморские (Новицкий, 1959). Арктические (субарктические воды - летом) занимают слои 0-30 м, баренцевоморские воды - от 30 м до дна. Полярные воды в целом характеризуются большими сезонными колебаниями температуры (от температуры замерзания зимой до положительных значений температуры летом) и соленостью, изменяющейся от 31‰ до 34.95‰ Исследования вертикальной структуры вод в полярной фронтальной зоне проводились по судовым данным, по-

---

[1] Мурманское управление гидрометслужбы.

Рис. 8. Вертикальный разрез через полярную фронтальную зону по меридиану 34° в.д. в августе 1984 г.

А – по температуре, °С; б – по солености, ‰,в – схематическое положение фронтов (I–IУ).

лученным летом и зимой 1984 г. и зимой 1980 г. в центральной части Баренцева моря. На рис. 8 показаны вертикальные разрезы в поле температуры и солености и схематическое положение фронтов. В табл. 1 приведены расчеты вкладов температуры ($\alpha \Delta T$) и солености ($\beta \Delta S$) в перепад плотности во фронтальной зоне. Из рис. 8 видно, что летом в полярной фронтальной зоне существуют несколько термохалинных фронтов (I, II, III). Фронты I и II являются границей раздела атлантических и полярных вод. Придонный фронт II не имеет выхода на поверхность, но хорошо идентифицируется по температуре. Вклад ее в плотностной перепад можно считать определяющим ($\frac{\beta \Delta S}{\alpha \Delta T} < 1$), поскольку расположенные у дна полярные воды (баренцевоморские) (Новицкий, 1959) формируются за счет осенне-зимней конвекции атлантических и арктических вод и незначительно отличаются от атлантических вод по солености. Тангенс угла наклона фронта (определенный по наклону нулевой изотермы) достигал 0.001. Фронт I отделяет общую массу полярных вод от атлантических. В дальнейшем будем называть его основной полярный фронт (ОПФ). В отличие от придонного фронта II он имеет выход на поверхность и хорошо определяется по температуре и солености. Плотностной перепад на нем в летнее время в большей степени регулируется вкладом солености (см. табл. 1) и отношение $\frac{\beta \Delta S}{\alpha \Delta T} > 1$. Глубина проникновения ОПФ около 100 м, тангенс угла наклона (определенный по наклону изохалинны 34.5‰) был равен в момент наблюдений 0.002. Для обоих фронтов (I и II) характерна положительная T/S корреляция, которая приводит к уменьшению плотностных различий поперек фронта.

Поверхность раздела фронта IУ внутри полярных вод является по сути дела сезонным пикноклином, отделяющим субарктические прогретые воды от баренцевоморской воды (ниже 30 м) с отрицательной температурой и пониженной по срав-

Таблица 1

Величины вкладов температуры ($\alpha\Delta T$) и солености ($\beta\Delta S$) и их соотношение ($\frac{\alpha\Delta T}{\beta\Delta S}$) в ПФЗ*

Фронт	Горизонт, м	Координаты		ΔT, °C	ΔS, ‰	$\alpha\Delta T$, x 10^{-4}	$\beta\Delta S$, x 10^{-4}	$\frac{\beta\Delta S}{\alpha\Delta T}$
		широта с.ш.	долгота в.д.					
			Март 1980 г.					
I	0	74°35′–74°46′	34°20′	2.57	0.19	1.28	1.52	1.19
	50	74 46–74 57	34 20	1.43	0.08	0.72	0.64	0.89
II	150	74 46–74 57	34 20	0.83	0.15	0.42	1.20	2.86
	250	74 35–74 46	34 20	0.74	0.04	0.37	0.32	0.86
			Август 1984 г.					
I	0	76°00′–76°30′	34°00	1.60	0.69	1.60	5.55	3.47
	30	76 00–76 30	34 00	3.47	0.59	3.80	4.75	1.25
	50	76 00–76 30	34 00	5.54	0.54	3.30	4.30	1.29
	100	76 00–76 30	34 00	3.24	0.33	1.94	2.65	1.37
II	100	75 00–75 30	34 00	2.00	0.08	0.85	0.64	0.75
	150	75 30–76 00	34 00	2.56	0.11	1.56	0.86	0.55
	200	75 30–76 00	34 00	2.44	0.10	1.25	0.80	0.64
1У	0	77 00–77 30	34 00	0.74	0.12	0.72	0.97	1.35
	30	76 30–77 00	34 00	2.59	0.13	1.55	1.05	0.68
			Декабрь 1984 г.					
I	0	75°40′–75°50′	29°30′	2.69	0.35	1.58	2.82	1.78
	30	75 50–76 00	29 30	1.99	0.34	1.20	2.80	2.33
	50	76 20–76 30	29 30	1.68	0.26	1.01	2.09	2.07
II	100	77 20–77 30	29 30	2.56	0.44	1.54	2.09	2.30
	150	77 00–77 20	29 30	0.82	0.06	0.49	2.48	0.98

* $\Delta T, \Delta S$ – горизонтальные перепады температуры, солености поперек ПФЗ.
α – коэффициент термического расширения.
β – коэффициент соленостного сжатия.

нению с атлантической водой соленостью. В верхнем 30 м слое над пикноклином располагается термогалинный фронт III, разделяющий субарктические воды и трансформированные атлантические, также с положительной T/S корреляцией и незначительным плотностным перепадом. Продолжительность существования фронта III, по-видимому, определяется периодом времени между установлением и разрушением сезонного пикноклина.

С началом осенне-зимнего выхолаживания термическая структура вод становится более однородной, что приводит к изменению вертикальной структуры полярной фронтальной зоны. В декабре 1984 г. полярная фронтальная зона по меридиану 29°30′ располагалась между 75°40′ и 76° непосредственно у кромки пакового льда. Вид фронтальной поверхности, разделявшей атлантические и полярные воды, показан на рис. 9,в. Верхний край поверхности раздела (I) легко идентифицировался по перепаду температуры, солености и условной плотности. Нижний придонный край (II) выражен менее резко и в основном за счет температуры, отношение $\beta\Delta S/\alpha\Delta T$ здесь всего лишь 0.98 по сравнению с 2.33 в поверхностном слое (табл. 1). Тангенсы угла наклона для этих участков, определенные по углу наклона нулевой изотермы, соответственно равны $2.6\cdot10^{-4}$ и $8.0\cdot10^{-4}$. На глубинах 50–100 м фронтальная поверхность располагается вертикально. В табл. 1 приве-

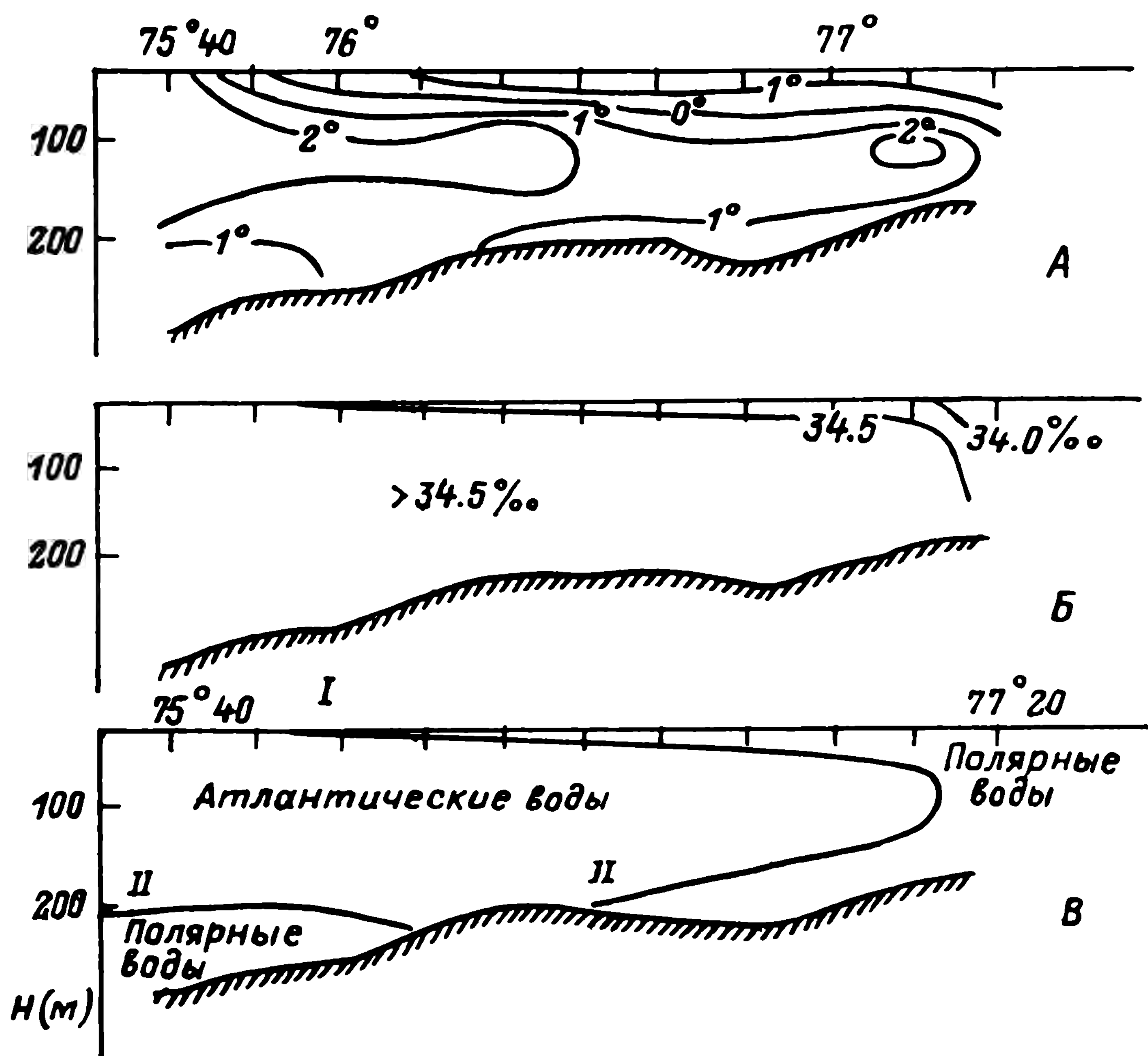


Рис. 9. Вертикальный разрез через полярную фронтальную зону по меридиану 29°30′ в.д. в декабре 1984 г. Обозначения как на рис. 8.

дены также соотношения вкладов температуры и солености в перепад плотности в более поздний период выхолаживания вод (март, 1980 г.). Необходимо отметить, что в летнее и зимнее время (август, декабрь 1984 г.) для придонного фронта II характерна слабая гидростатическая устойчивость. Как показали расчеты, величины плотностного соотношения $R_\rho(z)$ для придонного участка ПФЗ в декабре 1984 г. следующие.

Н,м	φ с.ш.	λ в.д.	$\alpha\Delta T$	$\beta\Delta S$	$R_\rho=\frac{\alpha\Delta T}{\beta\Delta S}$
200–280	76°00′	32°06′	0.53	0.24	2.2
125–300	75 40	32 09	2.26	0.64	3.5
100–220	75 40	33 30	1.57	0.64	2.5
200–300	76 00	33 30	1.27	0.80	1.6
200–240	76 40	30 38	0.69	0.24	2.9
200–260	76 20	33 30	1.05	0.48	2.2
250–290	76 20	30 41	0.83	0.40	2.1
250–325	76 00	30 45	1.10	0.40	2.8
250–350	75 40	30 48	1.84	0.96	1.9
200–280	76 00	29 23	0.54	0.24	2.2

Не исключено поэтому, что одним из механизмов обмена тепла и соли через придонный фронт является дифференциально-диффузионная конвекция в виде солевых пальцев. Известно, что условиями благоприятными для работы солевых пальцев является убывание с глубиной температуры и солености при значениях параметра устойчивости вертикальных слоев R_ρ от 1 до 2 (Федоров, 1984). В наиболее глубокой части моря с глубинами свыше 200 м такие условия наблюдаются под слоем атлантических вод.

Данные измерений температуры и солености приповерхностного слоя по ходу судна в апреле 1986 г. и июне 1987 г. позволили получить некоторые сведения

о горизонтальной структуре ПФЗ. В табл. 6 приведены физические параметры фронтальной зоны и фронтов, расположенных в ней.

Зимой 1986 г. в ПФЗ шириной 18–20 миль к югу и западу от о–ва Медвежий располагалось от 7 до 10 фронтов. Максимальный градиент температуры на них достигал 1.85 °С/милю. Отношение градиентов температуры во фронтах к среднему градиенту в зоне изменялось в поверхностном слое от 3 до 28 раз. Своеобразное распределение температуры, состоящее в чередовании в зоне теплых и холодных участков различной ширины, разделенных фронтами различного знака, создавало перемежающуюся структуру ПФЗ.

В июне 1987 г. на разрезах по меридианам 30° и 33°30′ в.д. ширина фронтальной зоны достигала 60 и 20 миль, а горизонтальные градиенты температуры – 0.08 и 0.10 °С/милю соответственно. На указанных разрезах находилось от 5 до 3 термохалинных фронтов, в которых удельный вклад солености в плотностные различия превышал вклад температуры. Средние горизонтальные градиенты температуры на фронтах при заданном расстоянии между измерениями в 1 милю превышали средний горизонтальный градиент во фронтальной зоне в 2–3 раза. В летнее время распределение температуры во фронтальной зоне приближалось к ступенчатому, с протяженностью ступенек от 2 до 10 миль. Большее число и резкость соленостных фронтов на западном участке ПФЗ, вероятно, объясняется меньшим удалением ее здесь от кромки льда (17 миль по сравнению с 60 милями на Кольском меридиане). Сравнение зимней и летней структуры ПФЗ показало, что горизонтальный градиент температуры в ней летом был в 1.5 раза меньше, а на отдельных фронтах – на порядок меньше, чем зимой. Также на порядок отличались горизонтальные градиенты солености в поверхностном слое (зимой меньше, чем летом). По аналогии с вычислением числа Кокса, характеризующего интенсивность вертикальной тонкой структуры, был рассчитан некоторый типичный горизонтальный масштаб C_n (Федоров, 1983), описывающий преобладающий локальный фронтогенетический механизм внутри ПФЗ. Он колебался для рассмотренных случаев в узких пределах 1–2 км.

Одной из характеристик структуры фронтальных зон является взаимное расположение изопикн, изотерм, изохалинн в вертикальном сечении. Анализ распределений температуры на линиях условной плотности в августе и декабре 1984 г. и в марте 1980 г. показал, что полярный фронт имеет в отдельные сезоны года разную степень термоклинности. Так, летом 1984 г. изопикнический градиент температуры в зоне фронта (I) достигал 3° на 30 миль на разрезе по 30° в.д. К декабрю этот градиент сильно уменьшился, поскольку наблюдалась почти параллельность расположения всех изолиний. В марте 1980 г. также наблюдалась высокая степень термоклинности – 2 °С на 22 мили при незначительном горизонтальном градиенте плотности во фронтальной зоне.

Таким образом, проведенное исследование горизонтальной и вертикальной структуры показало, что ПФЗ, как и все крупномасштабные климатические зоны, является многофронтальной. В летнее время года вертикальная и горизонтальная структура фронтальной зоны усложняется за счет значительной расслоенности полярных вод по вертикали. Характерной чертой полярной фронтальной зоны является постоянство положительной T/S корреляции термохалинной изменчивости с частичной, а в отдельные сезоны и полной компенсацией противоположных плотностных вкладов. Внутри самой фронтальной зоны могут встречаться фронты как с положительной, так и с отрицательной корреляцией изменений температуры и солености на них.

В течение года фронтальные разделы в большинстве случаев были термохалинными, придонные же фронты или участки фронта были существенно резче выражены в поле температуры, вклад которой в плотностной контраст превышал вклад солености. Одним из механизмов обмена вод через них, вероятно, является двойная дифференциально–диффузионная конвекция в виде солевых пальцев. Масштаб локального фронтогенетического механизма по предварительной оценке меняется в течение года в достаточно узких пределах (1–2 км).

2.2. Структура и изменчивость полярной фронтальной зоны в Баренцевом море

Для исследования пространственно-временной изменчивости положения полярного фронта использовались карты авиатермосъемки акватории Баренцева моря, полученные на самолете ИЛ-14 СРПР за период 1977-1986 гг. Из числа рассмотренных выше фронтов ПФЗ в поверхностном слое моря идентифицируются фронты I (ОПФ) и III. Поскольку фронт III, как указывалось ранее, имеет сезонное происхождение, наибольший интерес представляет рассмотрение пространственно-временной изменчивости ОПФ. ОПФ определялся по максимальным температурным градиентам в период с октября по июнь и отождествлялся с положением изотерм 0-2° При анализе изменчивости положения выделенного таким образом ОПФ не рассматривался теплый период (с июля по сентябрь), так как в это время года фронт занимает самое северное положение и большей частью не попадал в зону съемки, а также январь, в течение которого отсутствовали данные по авиатермосъемке. Можно считать, что крайним положением ОПФ в теплое время года является зона вблизи кромки льда. Местоположение ОПФ осреднялось за месяц и затем месячные положения осреднялись за 10-летний период. В результате были получены среднемесячные за 10-летний период положения ОПФ в ноябре, декабре, феврале, марте, апреле, мае, июне. При анализе пространственно-временной изменчивости положения ОПФ использовались ежедневные данные скорости и направления ветра в западном (до меридиана 30°), центральном (между меридианами 30-40°) и восточном (от меридиана 40°) районах моря за период 1981-1986 гг. Для каждого значения ветра определялись зональная и меридиональная составляющие и результирующие скорость и направление ветра. В качестве параметра, характеризующего изменение интенсивности притока атлантических вод, использовалось отклонение среднемесячной температуры воды на разрезах от средней многолетней нормы по районам моря.

Известно, что сформировавшийся фронтальный раздел в поверхностном слое подвержен воздействию ветра, эффекты которого проявляются через горизонтальные и вертикальные движения дрейфовой природы (Csanady, 1978; Федоров, 1983). На рис. 10 показаны декадные положения полярного фронта в ноябре 1983 г., как пример внутримесячной изменчивости. Стрелками на участках фронта отмечены результирующие направления ветра, осредненные за указанный период. В период с 3 по 29 ноября 1983 г. в западной и центральной частях моря направление менялось с ВСВ на ССВ, скорость ветра увеличивалась с 8 до 10 м/с. В восточной части моря ветер был примерно постоянной скорости, но менял направление с ССВ на ЗСЗ. При одинаковом направлении ветра смещения фронта были более значительными в центральной части, чем в западной. На западе ветер был направлен вдоль фронта и вызывал лишь его колебания около среднего положения. В центре моря ветер с ВСВ был перпендикулярен линии фронта, следствием чего явилось значительное смещение фронта на юго-запад. Сходным для обоих районов явилось то, что на участках, перпендикулярных направлению ветра, наблюдалось меандрирование фронта и его возвратно-поступательное движение несмотря на усиление ветра. На востоке моря амплитуда возвратно-поступательного движения фронта была более значительной, чем в центральных районах моря. Необходимо отметить, что отклонения температуры от средней многолетней нормы (температурные аномалии) в слое 0-50 м в ноябре 1983 г. были положительными и достигали 0.09°, 0.81°, 0.74 °С соответственно в западном, центральном и восточном районах моря. Таким образом, несмотря на усиление интенсивности притока атлантических вод (положительные температурные аномалии) полярный фронт под действием ветра с ВСВ и ССВ смещался в южном и юго-западном направлениях. С февраля по март 1982 г. результирующим был южный,

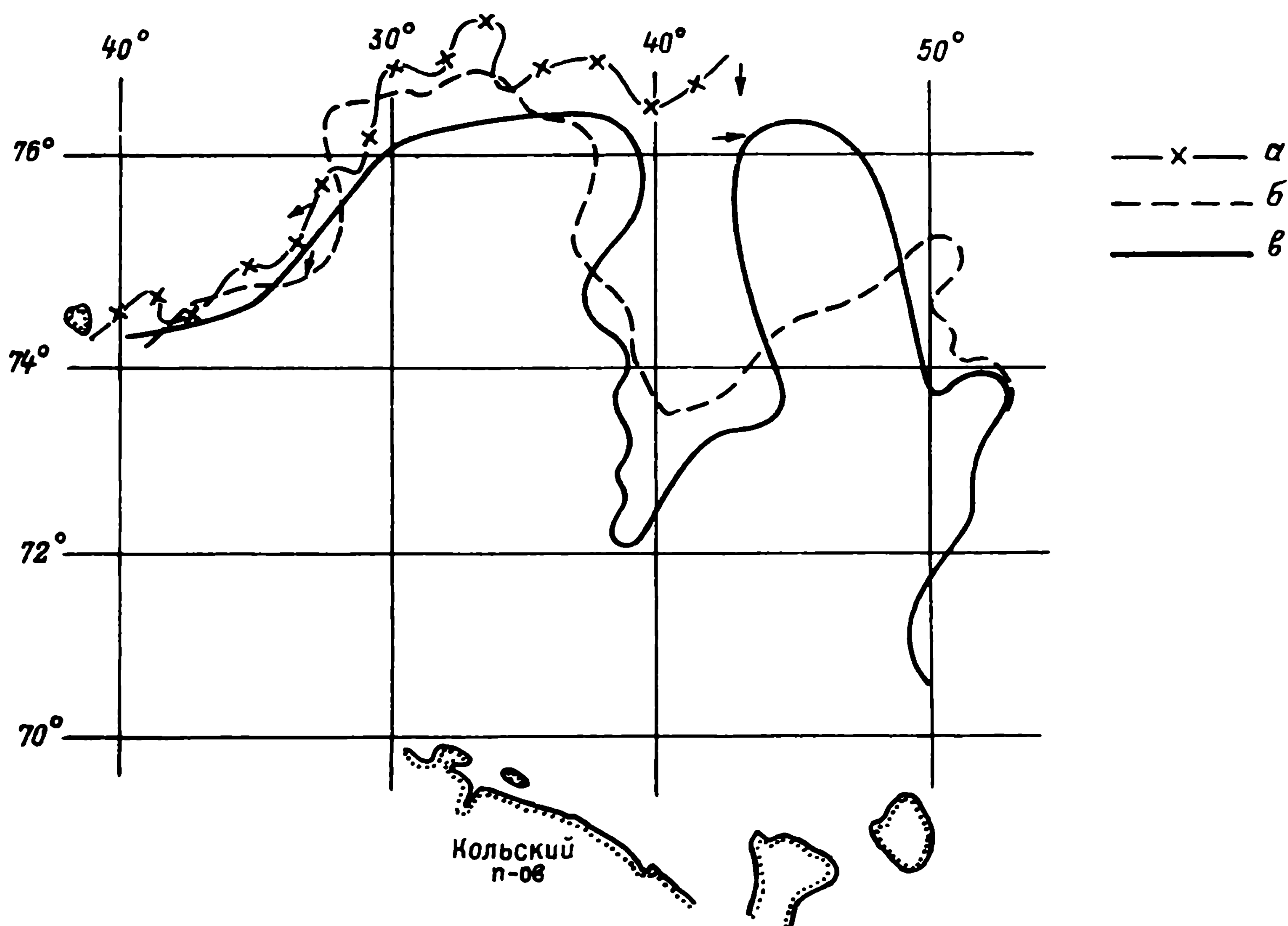


Рис. 10. Декадные положения полярного фронта в ноябре 1983 г.

а – 1–3 ноября; б – 11–14 ноября; в – 26–29 ноября; стрелки – обозначения ветра.

юго-западный ветер. В центральной части моря фронт смещался в северо-восточном направлении и меандрировал. Аномалии температуры в феврале-марте 1982 г. в слое 0–50 м достигали –0.82° и –0.57° соответственно. Несмотря на ослабление притока атлантических вод (отрицательные температурные аномалии), ветер с ЮЮЗ способствовал в центральной части моря смещению фронта на северо-восток. Таким образом, ветер является существенным фактором в короткопериодной изменчивости положения фронта.

Существующая сезонность в смещениях положения полярного фронта состоит в том, что с началом сезонного прогрева и таяния льда полярный фронт движется на север, а с началом процессов осенне-зимней конвекции отступает на юг. По результатам наблюдений территориально можно выделить 3 участка с различной сезонной изменчивостью полярного фронта. Участок минимального смещения находится в пределах меридианов 25–30°, участок со средней изменчивостью приурочен к центральной части Баренцева моря и с максимальной изменчивостью – восточнее меридиана 40°. Анализ данных показал также, что традиционные сезонные смещения полярного фронта могут в значительной степени нарушаться. В качестве причин, оказывающих влияние на перемещение фронта в пространстве, видимо, выступают изменения в интенсивности притока атлантических вод (Skjoldal et al., 1987), ветер и близость кромки льда. Сравнение изменений положения полярного фронта, кромки льда с изменением во времени аномалий температуры (с ноября 1985 по июль 1986 г.) показало, что в указанный период в центральной и восточной частях моря перемещения ОПФ и кромки льда в значительной степени синхронны и в общих чертах повторяют ход температурных аномалий. Меньшая согласованность в изменениях между указанными величинами наблюдалась для западной части моря. Амплитуда смещений полярного фронта здесь была менее значительной, чем в центре и на востоке моря. Сезонная изменчивость положения поляр-

Таблица 2

Амплитуда смещений полярного фронта, мили

Время исследований	25° в.д.	$33^{\circ}30'$ в.д.	Восточнее 40° в.д.
Октябрь	72	70	130
Ноябрь	67	160	280
Декабрь	65	140	190
Февраль	120	170	100
Март	80	140	135
Апрель	72	210	145
Май	80	230	150
Июнь	130	260	300
1981 (февраль–май)	70	110	70
1984 (февраль–май)	110	110	80
Всего за период 1977–1986 гг.	130	300	300

ного фронта и кромки льда, видимо, в меньшей степени по сравнению с короткопериодной изменчивостью определяется результирующими ветрами. Особенно это характерно для западной и восточной частей моря. Так, в мае и июне 1986 г. результирующим в восточной части моря был ЮЮВ и ССЗ ветер со скоростью около 2 м/с. Несмотря на смену направления полярный фронт сместился на значительное расстояние в северном направлении. В табл. 2 даны значения амплитуды смещений полярного фронта, показывающие разность между максимальным продвижением полярного фронта на север и максимальным отступлением его на юг в период с октября по июнь (амплитуды осреднены по месяцам за период 1977–1986 гг.), в теплый (1984) и холодный (1981) годы, и за весь 10-летний период на меридианах, соответствующих западной, центральной и восточной частям моря.

Из табл. 2 следует, что наибольшая пространственная изменчивость в положении фронта наблюдается в центральной и восточной частях моря, наименьшая – в западной. Минимальные амплитуды изменчивости для западной и центральной частей приходятся на период осенней конвекции, когда происходит интенсивная перестройка вертикальной структуры фронтальной зоны, при которой фронт заглубляется и меняется его угол наклона. В восточной части моря минимальные амплитуды смещений наблюдались в феврале–мае, так как в это время перемещению фронта здесь препятствует кромка льда, которая занимает в этом районе наиболее южное положение (табл. 3).

Как видно из табл. 2, сезонная изменчивость увеличивается от холодного года к теплому. Среднемесячные положения полярного фронта, осредненные за 10-летний период (рис. 11), показывают, что изменчивости положения полярного фронта присущ колебательный характер.

Таким образом, проведенный анализ выявил значительную короткопериодную, сезонную и межгодовую изменчивость в положении полярного фронта. По-видимому, важным фактором в короткопериодной изменчивости положения полярного фронта является ветер, в то время как в сезонной изменчивости (в центральной и восточной частях моря) – изменение интенсивности притока атлантических вод и положение кромки льда. Что касается сезонной изменчивости в положении фронта в западной части, то она примерно в 1.5–2 раза меньше, чем в центре и на востоке моря. Предположительно можно сказать, что при прочих равных факторах меньшая сезонная изменчивость в западной части моря, видимо, обусловлена особенностями рельефа дна в этом районе – резким свалом глубин, в пределах которого происходит миграция полярного фронта. Смещениям же фронта в центральном и восточном районах моря, по всей вероятности, не препятствуют более равномерные здесь формы рельефа дна. Большая сезонная и межгодовая изменчивость в положении

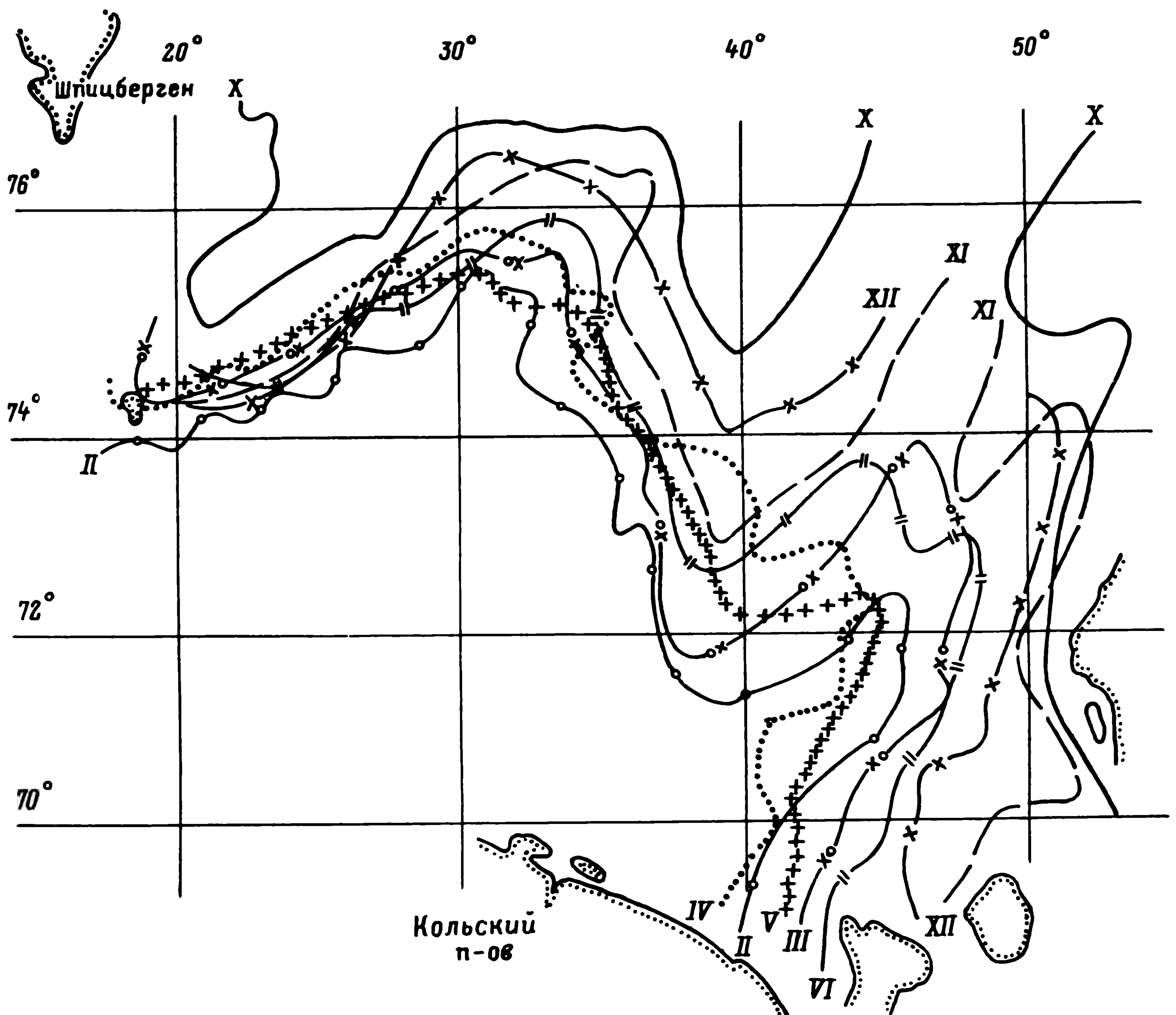


Рис. 11. Сезонная изменчивость положения полярного фронта (II–XII – месяцы).

Таблица 3

Среднее положение кромки льда и среднее расстояние (ΔS) от ОПФ до кромки льда в западной, центральной и восточной частях моря (за период 1977–1986 гг.)

Месяц	18° в.д.		33°30 в.д.		41° в.д.	
	φ кромки льда, с.ш.	ΔS, миля	φ кромки льда, с.ш.	ΔS, миля	φ кромки льда, с.ш.	ΔS, миля
Ноябрь	–	–	76°10′	25	76°56′	157
Декабрь	–	16	76 29	17	76 56	200
Февраль	74°38′	39	75 45	39	74 23	133
Март	74 33	33	75 00	32	73 26	104
Апрель	74 46	14	75 05	18	73 59	101
Май	74 04	29	75 11	33	74 17	92
Июнь	75 15	52	75 36	33	74 50	81

полярного фронта определяет методическую нецелесообразность замены его реального положения среднемесячным значением при решении каких-либо практических задач.

Как любое физическое явление, фронтальные зоны претерпевают внутренние изменения, без учета которых невозможно правильно представить всю сложность процессов, происходящих здесь, поэтому определенный интерес представляет рассмотрение эволюции ПФЗ.

Факторы, определяющие эволюцию полярной фронтальной зоны. Эволюция фронтальных явлений зависит от внешних и внутренних причин. К внешним воздействиям относят ветер, обмен теплом и влагой между морем и атмосферой, изменения деформационного поля, в котором возникла фронтальная зона, приливные явления. Внутренние воздействия обусловливают динамику самого фронтального явления, как самостоятельно, так и при воздействии внешних факторов. В качестве внутренних причин в эволюции фронтального явления выступают процессы бароклинной и баротропной неустойчивости (Федоров, 1983). К примеру, действие ветра сказывается не только в смещении фронтальнои зоны в пространстве, но и в тех изменениях, которые происходят в ее структуре. В зависимости от силы и направления ветра возможно либо усиление резкости фронтов, находящихся во фронтальной зоне, следствием чего является потеря устойчивости и возникновение меандров, либо ослабление фронтов за счет уменьшения конвергентной циркуляции вблизи них. В процессе эволюции фронты могут находиться в различных стадиях (фронтогенеза, стационарного состояния, фронтолиза). Хотя крупномасштабные фронтальные зоны (такие, как полярные) считаются квазистационарными, тем не менее они могут в определенные периоды усиливаться или ослабевать.

Для исследования влияния ветра и притока атлантических вод на эволюцию полярной фронтальной зоны был проведен корреляционный анализ, который показал, что не существует выраженной связи горизонтального градиента температуры поперек ПФЗ и ее ширины с указанными величинами ни в случае парной, ни в случае множественной корреляции. Вероятнее всего, связь между ними более сложная. Из литературных источников известно, что существует отрицательная связь между шириной фронтальной зоны и ее градиентом. Коэффициент корреляции указанных параметров для центральной и восточной части моря составил соответственно 0.56 ± 0.11 и минус 0.48 ± 0.14. Для западной части моря значимой связи не наблюдалось. Отсутствие высоких значений коэффициента корреляции, по-видимому, свидетельствует о многообразии причин, определяющих величину горизонтального градиента температуры и ширину фронтальной зоны.

При уменьшении устойчивости фронтального раздела на нем могут развиваться волнообразные возмущения - меандры. Существующие гипотезы возникновения и развития меандров связывают их появление с неустойчивостью струйного квазигеострофического течения, направленного вдоль фронта, и с влиянием рельефа дна (Баранов, 1966) Меандрирование в свою очередь является также одной из причин, вызывающих короткопериодную изменчивость фронта. Степень меандрирования ОПФ оценивалась по величине коэффициента меандрирования, за который принималось отношение общей длины фронта к длине прямой линии, соединяющей его крайние положения по широте.

Рассчитанные для среднемесячных положений полярного фронта коэффициенты меандрирования для периода ноябрь-май были в пределах 1.27-1.64. Наибольшая неустойчивость, исходя из величины коэффициента меандрирования, развивается на полярном фронте в феврале ($K = 1.64$), наибольшая стабильность в пределах нашего временного ряда - в мае ($K = 1.27$).

В качестве внешних причин, вызывающих неустойчивость фронтального раздела, как указывалось выше, может выступать ветер. Так, в феврале 1982 г. в течение 6-дневного периода (14-20 февраля) общее результирующее направление ветра было юго-восточным, скорость ветра составила 7 м/с. В указанное время полярный фронт сильно меандрировал около среднего положения. Коэффициент

Таблица 4

Изменение физических параметров ПФЗ по глубине

Горизонт, м	Координаты		ΔT, °C	ΔS,‰	ΔT/ΔL, °C/милю	ΔS/ΔL, ‰/милю
	широта с.ш.	долгота в.д.				
			Август			
0	77°00'-77°30'	30°00'	1.23	0.94	0.04	0.03
50	76 30-77 00	30 00	2.57	0.42	0.09	0.01
100	77 00-77 30	30 00	1.60	0.31	0.05	0.01
			Декабрь			
0	76°20'-76°40'	33°30'	4.30	0.71	0.22	0.04
50	76 20-76 40	33 30	4.21	0.71	0.21	0.04
100	76 20-76 40	33 30	2.75	0.23	0.14	0.01
			Март			
0	74°35'-74°46'	34°20'	2.57	0.19	0.23	0.017
50	74 46-74 57	34 20	1.43	0.08	0.13	0.007
100	74 46-74 57	34 20	1.29	0.05	0.12	0.004

менадрирования за этот период увеличился с 2.05 до 3.4. Вертикальные разрезы по Кольскому меридиану, пересекшие полярный фронт в феврале и марте 1982 г., показали изменения в вертикальной структуре, произошедшие вследствие действия ветра и продолжающегося процесса меандрирования. С 8 февраля по 22 марта общий результирующий ветер имел направление ЮЮЗ и скорость 2-4 м/с. Под действием его фронт смещался в северном направлении. Повторно сделанный разрез пересек фронт трижды. Произошло заглубление фронта, тангенс угла наклона увеличился с 0.027 до 0.031, горизонтальный градиент температуры на глубине 30 м - с 0.07 до 0.11 °С/милю. Предположительно можно сказать, что при ветре с ЮЮЗ произошло усиление конвергентной составляющей вдоль фронта, увеличилась резкость ветра и вследствие потери устойчивости произошло образование меандров на участках фронта. По аналогии можно предположить, что подобный эффект для центральной части моря вызовут ветры северных румбов. Для западной части моря процесс меандрирования, вероятно, будет обусловлен действием ветров с ЮВ и СЗ.

Основные физические параметры полярной фронтальной зоны и фронтов. Происходящие под действием различных причин изменения вертикальной и горизонтальной структуры ПФЗ отражаются на ее основных гидрофизических характеристиках: градиенте температуры, солености, плотности, ширине, взаимном расположении изопикн, изотерм, изохалинн, наклоне фронта, степени меандрирования фронтов и т.д.

С переходом от лета к зиме в большинстве случаев на горизонтах увеличиваются горизонтальные градиенты температуры и уменьшаются горизонтальные градиенты солености поперек фронтальной зоны (табл. 4).

К концу периода выхолаживания (март) плотностные перепады в зоне становятся незначительными. В табл. 5 отражены средние за 10 лет (1977-1986 гг.) горизонтальные градиенты температуры и ширина фронтальной зоны по месяцам в поверхностном слое моря для западной, центральной и восточной его части (соответственно меридианы - 25°, 33°30', восточнее 40°). Характерно, что наибольший градиент температуры во фронтальной зоне отмечается во всех районах моря

Таблица 5

Ширина и средний горизонтальный градиент температуры в поверхностном слое полярной фронтальной зоны

Месяц	25° в.д.		33°30′ в.д.		Восточнее 40° в.д.	
	°С/милю	миля	°С/милю	миля	°С/милю	миля
Октябрь	0.145	20	0.142	17	0.090	20
Ноябрь	0.154	19	0.131	20	0.084	23
Декабрь	0.208	20	0.130	22	0.101	20
Февраль	0.172	21	0.106	22	0.178	19
Март	0.180	17	0.136	19	0.060	24
Апрель	0.164	21	0.079	25	0.107	19
Май	0.151	18	0.117	21	0.079	26
Июнь	0.154	18	0.112	17	0.078	20

не в период максимального выхолаживания вод (март–апрель), а в декабре и октябре для центральной части и западной, со сдвигом на февраль в восточной. Это подтверждают и данные табл. 4. То есть, вероятно, что наиболее обостренное состояние фронта приходится на период осенне-зимней конвекции. К концу периода выхолаживания и началу сезонного прогрева градиенты температуры повсеместно уменьшаются. В табл. 6 приведены данные о параметрах фронтальной зоны и фронтов, расположенных в ней.

2.3. Гидрохимическая структура вод полярной фронтальной зоны Баренцева моря

Своеобразие гидрохимического и гидробиологического облика зоны полярного фронта в Баренцевом море определяется гидрологическими процессами, происходящими в ней. Многофронтальность, меандрирование фронта, обострение и сглаживание температурных и соленостных контрастов, чередование теплых и холодных участков обусловливают сильную пространственную изменчивость гидрохимических характеристик во фронтальной зоне, где смешиваются атлантические и полярные воды. В зимний период полярные воды представлены в основном баренцевоморской водной массой, близкой по своим гидрохимическим параметрам к атлантической (Ильин и др., 1985). Конвективное перемешивание при отсутствии потребления биогенов фитопланктоном выравнивает их содержание в водной толще, сводя тем самым к минимуму различия в горизонтальном распределении гидрохимических параметров по обе стороны фронта, несмотря на усиление температурного контраста вод в зимний период.

С наступлением весны, а затем лета горизонтальная и вертикальная структура фронтальной зоны усложняется в связи с формированием в полярных водах нескольких модификаций, имеющих различные гидрохимические параметры. Неравномерность наступления биологической весны в зоне фронта вносит свой вклад в формирование контрастов в распределении биогенных веществ и кислорода. На рис. 12 представлено вертикальное распределение фосфатов, силикатов и нитратов на разрезе по 30-му меридиану. Разрез выполнен в июне 1987 г., в период гидрологической весны и отражает вертикальную гидрохимическую структуру вод в зоне полярного фронта в этот период. Основной полярный фронт проходит в районе последних станций разреза (76°–75°30′), выходя за его пределы. В зоне

Таблица 6

Физические параметры фронтов и полярной фронтальной зоны в 1986 и 1987 гг.

Положение ПФЗ на разрезе и ее ширина	Параметры ПФЗ	γ_1, °C/милю	γ_2, ‰/милю	N	C_h, км
	Апрель 1986 г.				
Южнее о-ва Медвежий на разрезе III, L = = 20 миль	ΔT = 4°	-1.07		5	
	ΔS = 0.18‰	-0.77		4	
	$\Delta T/L$ = 0.20 °C/милю	-0.61		3	
	$\Delta S/L$ = 0.009‰/милю	-0.78	-	4	1.28
		-1.85		9	
		-0.77		4	
		-0.83		4	
Западнее о-ва Медвежий (в направлении 270°), L = 18 миль	ΔT = 2.4°	1.85		14	
	$\Delta T/L$ = 0.13 °C/милю	3.70		28	
		-0.93		7	
		-0.61		5	
		-0.56	-	4	
		1.15		9	2.00
		3.70		28	
		0.61		5	
		0.96		7	
	Июнь 1987 г.				
φ = 74°40′–75°40′ λ = 30°00′ (разрез 1У), L = 60 миль	ΔT = 4.5°	-0.12	-0.04	2	
	ΔS = 2.10‰	-0.13	-0.05	2	
	$\Delta T/L$ = 0.075° /милю	-0.07	0.74	1	1.10
	$\Delta S/L$ = 0.035‰/милю	-0.25	-0.33	3	
		-0.08	-0.05	1	
φ = 74°30′–74°50′ λ = 33°30′ (разрез У1), L = 20 миль	ΔT = 2.1°	-0.20	-0.10	2	
	ΔS = 0.70‰	-0.25	0.09	2	1.00
	$\Delta T/L$ = 0.10° /милю	-0.20	-0.31	2	
	$\Delta S/L$ = 0.035‰/милю				

Примечание. φ – с.ш.; λ – в.д.; L – ширина полярной фронтальной зоны; ΔT, ΔS – горизонтальные перепады температуры и солености поперек фронтальной зоны; $\Delta T/L$, $\Delta S/L$, γ_1, γ_2 – горизонтальные градиенты температуры и солености в ПФЗ и на фронтах; N – отношение градиентов температуры на фронтах к градиенту температуры в зоне, C_h – пространственный масштаб процесса, ответственный за генерацию горизонтальных возмущений температуры.

фронта выделяется несколько термохалинных фронтов, разделяющих атлантические, субарктические, баренцевоморские воды. Интенсивное опускание вод в зоне конвергенции, на южной стороне фронтального раздела приводит к заглублению изолиний гидрохимических параметров и образованию в водной толще линз с различными концентрациями биогенов. Формируется многоэкстремная структура вертикального распределения гидрохимических элементов. Нисходящие потоки, как это прослеживается по распределению гидрохимических параметров, проникают в глубинные горизонты до 300 м.

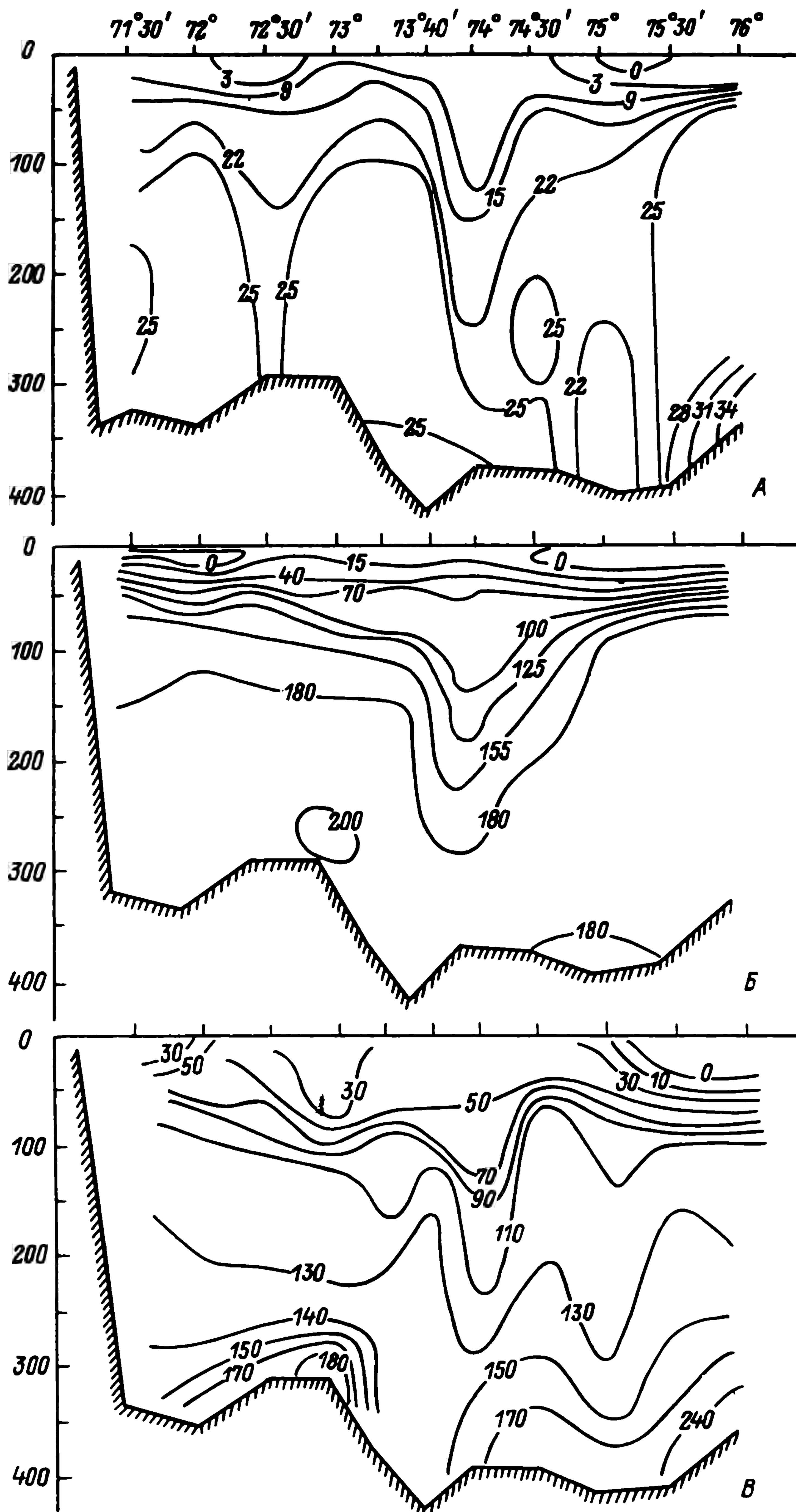


Рис. 12. Распределение биогенных веществ (мкг/л) на разрезе по 30-му меридиану (июнь 1987 г.).

А – минеральный фосфор; Б – нитратный азот; В – силикаты.

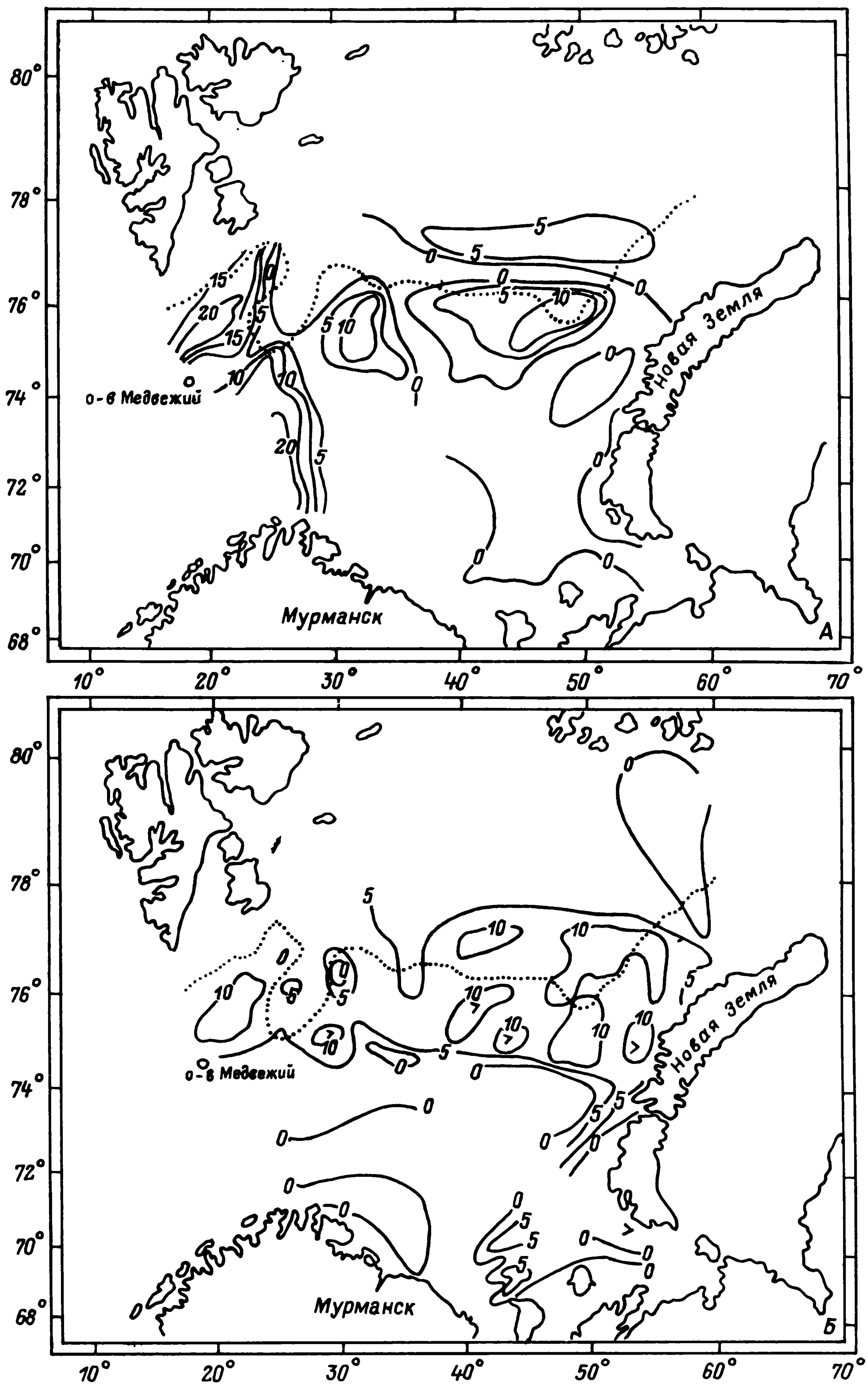


Рис. 13. Распределение нитратов и фосфатов (мкг/л) летом в поверхностных водах (1984 г.).

А – нитратный азот; Б – минеральный фосфор. Пунктиром обозначено положение полярного фронта.

Как показывает Г.К. Ижевский (1958), фронтальные воды не отличаются повышенными концентрациями биогенных элементов по сравнению с другими водами Баренцева моря; в связи с преобладающим опусканием вод здесь нет притока биогенов в трофогенный слой. Действительно, на представленных рисунках не прослеживается подъема богатых питательными солями вод в верхние горизонты. Тем не менее в зоне полярного фронта наблюдаются районы подъема глубинных вод или в виде апвеллингов или под воздействием орографии дна, что будет показано в дальнейшем.

Фронтальная зона отличается своеобразием пространственного распределения гидрохимических параметров (рис. 13).

Для большей части Баренцева моря в верхнем 30-метровом слое летом характерно полное потребление нитратного азота и минерального фосфора или весьма незначительное их количество. Распределение биогенных веществ в поверхностном слое Баренцева моря представлено на рис. 13 по материалам летней съемки 1984 г.

Относительно более высокое (до 20 мкг/л) содержание нитратного азота свойственно атлантическим водам западнее 26° в.д., где они входят в море Нордкапским и Южно-Шпицбергенским течениями. При этом в узкой полосе западной части полярной фронтальной зоны формируются большие градиенты концентраций нитратов, около 5 мкг/л (NO_3-N) на 1° в.д.

Пятнами повышенной концентрации нитратов (до 5-10 мкг/л) и фосфатов (до 10 мкг/л) выделяется центральная часть Баренцева моря между 74 и 77°с.ш., обширная зона смешения атлантических и полярных вод. На всей остальной акватории распределение биогенов носит более равномерный характер, их содержание в трофическом слое минимально. Во фронтальных водах так же, как и в атлантических, биогенные элементы в период летнего потребления фитопланктоном могут полностью исчезать в эвфотическом слое. Однако, как показывают рассмотренные примеры, в зоне фронтов наблюдается неоднородность распределения биогенов.

Характерная для зоны полярного фронта Баренцева моря положительная корреляция термохалинной изменчивости на протяжении всего года создает, вероятно, условия для интрузионного обмена вод через фронтальный раздел. Структура ПФЗ такова, что летом кроме основного фронта формируется несколько вторичных фронтов, разделяющих разные модификации атлантических и арктических вод, часто значительно различающихся по своим физико-химическим свойствам. Резкие различия свойств перемешиваемых вод приводят к повышенной гибели планктонных организмов, активизации гетеротрофных процессов и минерализации части нестойкого органического вещества. Указанные процессы формируют и поддерживают горизонтальную неоднородность распределения основных биогенных веществ во фронтальной зоне.

Динамика биогенных элементов во фронтальных зонах имеет большое практическое значение, поскольку она определяет высокую биологическую продуктивность этих зон. Наиболее полные фундаментальные исследования связи гидрологических условий в зоне полярного фронта Баренцева и Норвежского морей с гидробиологическими особенностями проводились учеными ВНИРО и ПИНРО. Материалы океанографических съемок показывают значительно большие биомассы кормового планктона во фронтальных зонах, чем в окружающих водах, устойчивые скопления промысловых рыб (Ижевский, 1985). Эту важнейшую особенность вод фронтальной зоны Г.К. Ижевский объясняет лишь особенностями термического режима вод фронтальной зоны и вытекающим отсюда различием сроков развития планктона. При этом он считает, что фронтальные воды не отличаются повышенными концентрациями биогенных элементов по сравнению с основными водными массами, что обеспеченность здесь фитопланктона питательными солями не лучше, чем в окружающих водах. Однако температурные факторы сами по себе не могут создать высокий уровень первичной продукции, не будь она обеспечена биогенными элементами. Как установлено в настоящее время, уровень продуктивности вод прямо кор-

релирует с потоком биогенов в сообществах эвфотической зоны и очень редко коррелирует с их абсолютной концентрацией (Сорокин, 1984).

По нашему мнению, смешение биотопов планктонных биоценозов во фронтальных зонах, приводящее к повышенной гибели организмов, стимулирует быструю оборачиваемость основных биогенных веществ в эвфотическом слое и, следовательно, лучшую обеспеченность фитопланктона минеральным питанием, как это показано на рисунках. Проведенные нами летом 1987 г. исследования показали, что под воздействием свободных фосфатаз в сутки может высвобождаться 50-75% фосфатов от концентрации органического фосфора. Таким образом, полный оборот фосфатов в эвфотическом слое фронтальной зоны составляет 1.5-2 сут. Эти результаты подтверждаются данными исследований Ю.И. Сорокина (1984), проведенными в водах фронтальных зон Тихого океана. Наиболее высокая скорость оборота фосфора отмечена им в продуктивных водах апвеллинга, где она составляет около 0.7 сут, замедляясь по мере уменьшения трофности вод в 5-10 раз и более.

Немаловажным фактором является меандрирование полярного фронта под воздействием гидрометеорологических факторов, что не только значительно расширяет фронтальную зону, особенно в восточной части моря, но и вызывает возникновение апвеллингов на различных участках.

Определенный вклад в гидрохимическую структуру под ПФЗ и в обеспечение биогенами трофогенного слоя привносит орографический эффект. Приуроченность основных струй теплых течений к морфологии дна создает квазистационарные зоны подъема глубинных вод и выноса в подповерхностные слои биогенных веществ. Исходя из распределения биогенных веществ следует отметить, что подъем глубинных вод блокируется сверху пикноклином, в результате чего выход биогенов в верхний 30-50-метровый слой затрудняется.

Таким образом, быстрая оборачиваемость биогенов в трофогенном слое в сочетании с температурными особенностями, динамикой вод и смешением планктонных комплексов играет главную роль в формировании повышенной биологической продуктивности фронтальной зоны на всех трофических уровнях.

Интенсивная динамика вод в зоне полярного фронта с хорошо выраженным опусканием вод в зоне конвергенции, подъемом глубинных вод, а также интрузионными процессами, формирует многоэкстремную структуру как вертикального, так и горизонтального распределения гидрохимических параметров. В силу специфических гидродинамических условий, биологических и физико-химических свойств водных масс создаются благоприятные условия минерального питания и термического режима для повышения уровня биологической продуктивности вод во фронтальной зоне.

Захватывая полосу шириной 60-100 миль и меандрируя под воздействием гидрометеорологических факторов, зона полярного фронта определяет структуру вод во всей центральной части Баренцева моря с запада на восток в весенне-летний сезон.

2.4. Гидрохимический режим вод в зоне кромки льдов

Материалы и методы исследований. Многими авторами (Зубов, 1935; Ширшов, 1937; Богоров, 1938; Усачев, 1938; Визе, 1944а, 1944б) отмечалось обилие органической жизни у кромки льдов, однако единого мнения этому явлению пока нет. Некоторые авторы связывают вспышку развития фитопланктона с поступлением из льда питательных солей (Визе, 1944а; Усачев, 1938).

Однако изменчивость гидрохимических условий, во многом определяющих биопродуктивность вод в зоне кромки морских льдов, изучена до настоящего времени очень слабо. Имеются лишь две работы В.Ю. Визе (1944а, 1944б), в которых

рассмотрены гидрометеорологические и гидрохимические характеристики в этой зоне. В этих работах проведен анализ практически всех имевшихся к тому времени наблюдений над гидрохимическими элементами на разрезах, пересекающих кромку льдов. Автор установил значительную изменчивость гидрохимических элементов и некоторые общие закономерности их распределения в зоне кромки льдов.

С апреля 1981 г. на НИЛ „Отто Шмидт" относительно регулярно выполняются гидрохимические съемки в зоне кромки льдов. К настоящему времени накоплен значительный объем экспедиционного материала. Исследования в зоне кромки льдов производились во все сезоны года на акватории от о-ва Медвежий до о-ва Новая Земля.

Методика гидрологических наблюдений в зоне кромки льдов достаточно хорошо изложена в работе В.Н. Морецкого (1966). В ней даны рекомендации по дискретности наблюдений в водной массе по вертикали и в горизонтальных направлениях, обоснована протяженность галса по чистой воде и во льдах. Подобная методика дает удовлетворительные результаты при изучении изменчивости температуры и солености воды. Для исследования изменчивости гидрохимических элементов в прикромочной зоне эта схема была несколько видоизменена.

В 1981 г., когда НИЛ „Отто Шмидт" стал производить гидрохимические съемки в зоне кромки льдов, на каждом разрезе, секущем кромку льда, выполнялись только 3 станции с комплексом гидрохимических определений: две – конечные станции разреза на чистой воде и во льду, а третья станция выполнялась непосредственно у кромки льда. Наблюдения над гидрохимическими элементами проводились на стандартных горизонтах до дна.

В связи с тем, что наибольшая изменчивость гидрохимических характеристик наблюдается обычно в верхнем слое, был введен дополнительный горизонт 5 м. Комплекс наблюдений включал в себя определение растворенного кислорода, водородного показателя, общей щелочности, фосфатов, кремния, нитритного и нитратного азота.

В весенне-летний период важную роль в распределении химических элементов играет процесс фотосинтеза. Ледяной покров в значительной мере уменьшает проникновение света под лед. Изменчивость растворенного кислорода, водородного показателя, биогенных элементов при переходе от чистой воды через кромку льда в глубь ледяного массива очень велика, особенно в момент начала действия процесса фотосинтеза. Поэтому для получения наиболее полной картины изменчивости конечную станцию во льдах выполняли в зоне максимально доступной для плавания сплоченности льдов, где развитие процесса фотосинтеза сдерживается ограничением проникновения света под лед. Конечную станцию разреза на чистой воде выносили на такое расстояние от кромки льда, где влияние его не сказывалось на распределение определяемых элементов; кроме того, выполняли дополнительные горизонты в верхнем 50-метровом слое. Эта схема в каждом рейсе в зависимости от задачи исследований несколько видоизменялась. Иногда наблюдения производились на всех станциях разреза, пересекающего кромку льда, но количество определяемых элементов сокращалось, вводились учащенные горизонты в верхнем слое 0–50 м, но наблюдения проводились только до глубины 100 м, гидрохимические наблюдения производились не на всех разрезах, выполняемых при съемке, а через 1–2 разреза. Протяженность разрезов, пересекающих кромку льда, менялась от 30 до 100 миль и более.

С 1982 г. при выполнении прикромочных съемок в Баренцевом море разрезы, пересекающие кромку льда, стали ориентироваться в меридиональном направлении и выполняться по следующей схеме: от 20° в.д. через 4° долготы до 52° в.д. независимо от генерального направления кромки льдов. Это связано с трудностью получения информации о точном положении кромки льда, вследствие чего невозможно было ориентировать разрезы перпендикулярно кромке. Кроме того, выполнение разрезов в одних и тех же районах более удобно для анализа. Методика изменчивости гидрохимических характеристик в поверхностном слое воды изложена в работе (Березин, Иванов, 1983).

В мае 1983 г. в зоне кромки льдов был выполнен мезомасштабный полигон 60х80 миль. На этом полигоне взяты 63 гидрологические станции на 7 секущих кромку льда разрезах протяженностью 80 миль. Северо-восточная часть полигона была покрыта льдом, юго-западная – чистой водой. Разрезы были ориентированы в меридиональном направлении, станции брались через 10 миль. Определение растворенного кислорода и кремния проводилось через станцию на стандартных горизонтах от поверхности до дна.

Хлорность и соленость морской воды. Соотношение основных солей в морском льду значительно отличается от соотношения основных солей в океанской воде. Льды обеднены хлоридами вследствие наибольшой подвижности этих ионов в сравнении с другими анионами. Хлориды, попадая в воду изо льда, увеличивают тем самым их относительное содержание в подледной воде.

Определение солености морской воды на пересекающих кромку льда разрезах по хлорности и относительной электропроводности показывает, что подо льдом величина солености, определенная по содержанию хлоридов, несколько выше величины солености, определяемой по относительной электропроводности. Отношение величины солености, определенной по электропроводности, к величине солености, определенной по хлорности, в ледовой части разрезов, пересекающих кромку льда, практически всегда было меньше 1. Разность величин солености, определенных различными методами, достигала иногда 0.15–0.20‰, что значительно превышает погрешность методов. Подобные ошибки в определении величины солености морской воды могут в свою очередь служить источником ошибок в расчетах динамических процессов с использованием солености. На основании таких данных трудно судить о возможностях применения для определения солености морской воды в прикромочной зоне метода определения относительной электропроводности, но, очевидно, этот метод должен быть более корректным, чем определение солености по хлорности, так как существует избирательность высаливания во льдах, что нарушает соотношение основных солей во льдах и в подледной воде.

При переходе по разрезу от ледовой его части на чистую воду отношение солености, определенной по электропроводности, к солености, определенной аргентометрическим методом, становилось равным единице или даже несколько больше. Выравнивание соленостей, определенных различными методами, происходило или на кромке льдов, или в непосредственной близости от нее, что может быть объяснено подвижностью кромки льдов. По вертикали влияние избирательности высаливания в процессе опреснения морских льдов прослеживалось иногда до горизонта 100 м и более. Очевидно, поступление дополнительного количества солей изо льда в подледную воду в значительной мере стимулирует развитие конвективного перемешивания на значительную глубину (табл. 7), так как обогащения солями тонкого поверхностного слоя морской воды подо льдом не наблюдалось. Для проверки этого факта на многосуточных дрейфующих ледовых станциях аквалангистами производился послойный отбор проб морской воды из верхнего слоя с горизонтов 5, 10, 15 см. Соленость на этих горизонтах различалась незначительно, различие не превышало погрешности метода.

В период таяния льдов минимум солености на разрезах, пересекающих кромку льда, наблюдался в ледовой части разрезов, непосредственно за кромкой льда. Распреснение в верхнем 1-метровом слое в период наиболее интенсивного таяния льдов достигало 2–3‰, а в тонком поверхностном слое оно гораздо больше, особенно подо льдом. Стратификация в верхнем метровом слое выражена очень четко, что подтверждается исследованиями аквалангистов с отбором проб подледной воды по слоям в 5 см.

Распределение растворенного кислорода. Как уже отмечалось, в летний период у кромки льдов наблюдается обильное развитие фито- и зоопланктона. Процесс фотосинтеза оказывает значительное влияние на распределение в воде кислорода, водородного показателя, биогенных элементов. Сезонный ход изменения содержания в воде растворенного кислорода в зоне кромки льдов можно предста-

Т а б л и ц а 7

Распределение гидрохимических элементов в Баренцевом море на пересекающем кромку льда разрезе по 26° в.д. в марте 1983 г.

Координаты станции	Состояние поверхности моря	Горизонт, м	Соленость по хлору, ‰	Соленость по электропроводности, ‰	Кислород, %	pH	Alk, мкг-экв/л	Alk/Cl	Фосфаты, мкг/л	Кремний, мкг/л
57°50′ с.ш. 26 00 в.д.	Чистая вода	0	34.88	34.92	96.7	8.18	2.225	1152	29	190
		10	34.87	34.92	96.9	8.20	2.219	1150	31	190
		20	34.90	34.92	96.6	8.19	2.232	1155	29	190
		30	34.90	34.94	97.4	8.20	2.252	1166	28	190
		50	34.88	34.93	95.3	8.22	2.268	1175	28	170
		75	34.90	34.94	-	8.21	2.279	1180	30	170
		100	34.92	34.97	96.2	8.22	2.268	1173	32	160
76°10′ с.ш. 26 00 в.д.	Чистая вода	0	34.60	34.63	94.3	8.21	2.227	1163	28	180
		10	34.63	34.63	94.0	8.22	2.227	1162	28	190
		20	34.63	34.64	94.4	8.21	2.216	1156	28	-
		30	34.67	34.66	94.7	8.21	2.211	1152	28	180
		50	34.70	34.73	94.7	8.21	2.216	1154	28	190
		75	34.74	34.75	94.9	8.21	2.213	1151	28	180
		100	34.76	34.77	94.8	8.22	2.210	1149	27	190
76°20′5″ с.ш. 26 00 в.д.	Лед	0	34.69	34.64	92.4	8.21	2.206	1149	28	180
		10	34.70	34.66	93.7	8.21	2.208	1149	28	180
		20	34.72	34.68	-	8.22	2.206	1148	28	180
		30	34.72	34.70	93.7	8.23	2.206	1148	27	180
		50	34.76	34.72	93.9	8.23	2.215	1151	26	180
		75	34.76	34.73	93.8	8.25	2.218	1153	26	170
		95	34.79	34.78	93.6	8.23	2.209	1147	27	180
76°44 5′ с.ш. 26 00 в.д.	Лед	0	34.83	34.77	92.6	8.27	-	-	26	190
		10	34.79	34.71	92.1	8.26	2.206	1145	26	190
		20	34.87	34.83	93.3	8.26	2.213	1147	26	200
		30	34.92	34.88	92.1	8.26	2.222	1150	26	200
		50	34.94	34.92	93.4	8.24	2.232	1154	26	190

Таблица 8

Распределение гидрохимических элементов в слое фотосинтеза по результатам апрельской, июньской и июльской съемок в зоне кромки льда Баренцева моря в 1981 г.

Гидрохимические элементы	Лед	Кромка	Чистая вода	Сплоченная кромка	Разреженная кромка	Чистая вода	Лед	Кромка: сплоченная	Кромка: разреженная	Чистая вода
	Апрель			Июнь			Июль			
Нижняя граница слоя фотосинтеза, м	35	40	23	25	34	37	30	28	28	33
Средняя насыщенность вод кислородом, %	96.1	101.4	98.1	107.3	107.3	107.9	96.9	107.8	108.0	111.2
Средняя насыщенность вод кислородом под слоем фотосинтеза, %	95.2	95.5	96.2	93.6	94.4	95.3	90.3	93.7	93.8	96.3
Содержание нитритного азота под слоем фотосинтеза, мкг/л	0.43	0.17	0.03	1.14	1.55	1.28	1.67	1.02	1.72	2.13
Средний максимум NO_2 мкг/л / Средняя глубина залегания, м	0.65 / Не зависит от слоя	0.52 / 8.4	0.35 / Не зависит от слоя	1.85 / Не зависит от слоя	2.65 / 41.2	2.17 / 47.3	4.08 / 0	1.81 / 54	2.75 / 43	2.17 / 58
Среднее содержание NO_2 в слое фотосинтеза, мкг/л	0.43	0.34	0.16	1.47	0.92	0.93	2.42	0.85	0.83	0.84
Минимум фосфатов, мкг/л / Глубина залегания, м	16 / 19	12 / 8	19 / 6	4.5 / 6	1.4 / 5	2.2 / 3	12 / 10	4.0 / 8	3.2 / 9	3.2 / 5
Среднее содержание фосфатов в слое, мкг/л	17	14	19	5.8	3.4	5.4	12	6.8	6.4	6.8
Минимум NO_3, мкг/л / Глубина залегания, м	125 / 16	82 / 5	127 / Не зависит от слоя	24 / 5	5.8 / 15	5.6 / 11	62 / 10	9.9 / 11	11 / 8	3.3 / 13
Средняя максимальных величин насыщенности вод кислородом в слое, %	96.4	102.0	98.4	111.2	111.1	110.0	98.3	113.2	113.4	120.4
Средняя глубина залегания максимума насыщенности, м	19	18	8	2	21	10	0	14	15	20

вить следующим образом. Зимой, вследствие затруднения через ледяной покров кислородного обмена между атмосферой и водой, насыщенность воды кислородом подо льдом несколько ниже, чем на чистой воде. Зимой кислорода в воде, свободной ото льда, на 4% больше, чем в воде подо льдом (табл. 7). Такое распределение сохраняется до начала действия процесса фотосинтеза. С развитием фотосинтеза содержание растворенного кислорода в морской воде начинает увеличиваться. Средняя насыщенность воды кислородом в середине апреля в слое фотосинтеза составляла: подо льдом – 96.1%, у кромки льдов – 101.4% и на чистой воде – 98.1% (табл. 8). Относительное содержание кислорода в воде подо льдом было на уровне обычного для зимнего периода, т.е. влияние процесса фотосинтеза подо льдом в полной мере еще не проявилось. Лед является сильным светофильтром и тормозит начало действия процесса фотосинтеза. На чистой воде насыщенность воды кислородом несколько выше, чем зимой, а наибольшее увеличение насыщенности наблюдалось у кромки льдов – более чем на 5%. Именно в этот момент, момент начала действия процесса фотосинтеза, изменчивость содержания кислорода на разрезах, пересекающих кромку льда, максимальна. Под слоем фотосинтеза насыщенность воды кислородом изменяется меньше: от 95.2% подо льдом до 96.2% на чистой воде. Средняя глубина залегания максимума насыщенности подо льдом и у кромки льдов фактически одинакова (соответственно 19 и 18 м), на чистой воде – значительно меньше (около 8 м). Если подо льдом максимум относительного содержания кислорода в определенной мере условен и практически не отличается от обычного содержания насыщенности вод кислорода зимой, то у кромки льдов он значительно выше, чем зимой. Все это свидетельствует о том, что процесс фотосинтеза у кромки льдов носит „взрывной" характер, имеет бо́льшую интенсивность и распространяется на бо́льшую глубину, чем на чистой воде.

По мере увеличения скорости таяния сплоченность льдов уменьшается, появляются разводья, которые обеспечивают проникновение света в воду. Процесс фотосинтеза начинает интенсивно развиваться и во льдах, и в мае распределение кислорода в зоне кромки имеет другой характер. Максимум насыщенности кислородом воды наблюдается в это время уже во льдах непосредственно за кромкой, где сплоченность льдов минимальна. Насыщенность воды кислородом значительно выше, чем в момент зарождения процесса фотосинтеза, и превышает в поверхностном слое 120%. Также выше становится и относительное содержание кислорода на чистой воде, но вследствие уменьшения здесь интенсивности процесса фотосинтеза насыщение воды кислородом обычно составляет 104–109%. В северо-восточной части полигона, где сплоченность льда еще достаточно велика, насыщенность воды кислородом лишь незначительно превышает обычные для зимы величины, порядка 97%. Толщина слоя фотосинтеза на чистой воде весной значительно больше, чем у кромки и в разряженных льдах. На чистой воде она уже превышает 100 м, в то время как у кромки льдов составляет около 70 м.

В июне–июле сплоченность льда становится еще меньше. Процесс фотосинтеза на чистой воде в это время достигает максимума, и средняя насыщенность вод кислородом в июне практически одинакова как на чистой воде, так и в примыкающих к ней льдах, составляя 107.3–107.9%. Со временем, вследствие потребления кислорода на окислительные процессы, насыщенность воды кислородом будет уменьшаться. Начинается переход от летнего типа распределения кислорода к зимнему. В осенний период непосредственно под слоем фотосинтеза формируется сезонный минимум кислорода, появление которого обосновывается следующими причинами. Ниже слоя фотосинтеза продуцирования кислорода не происходит, вновь образовавшееся и отмершее органическое вещество под действием силы тяжести из верхних слоев воды опускается в нижние, потребляя кислород на окисление, и если в слое фотосинтеза эта расходная составляющая баланса кислорода компенсируется продуцированием его в процессе фотосинтеза, то ниже слоя фотосинтеза такой компенсации нет. Поэтому обычно под нижней границей слоя фотосинтеза формируются

сезонный минимум содержания растворенного кислорода и максимум содержания нитритного азота.

С началом льдообразования в результате конвективного перемешивания происходит выравнивание содержания растворенного кислорода по вертикали. Образование ледяного покрова затрудняет газообмен с атмосферой и относительное содержание растворенного кислорода подо льдом становится несколько ниже, чем на чистой воде. Абсолютное же содержание кислорода в зимний период определяется в основном растворимостью кислорода, которая в свою очередь зависит от распределения температуры и солености воды.

Водородный показатель. В весенне-летний период распределение в воде водородного показателя в зоне кромки льдов определяется соотношением тех же процессов, которые формируют и распределение в воде кислорода, т.е. интенсивностью в воде процесса фотосинтеза и окислительных процессов. В начале фотосинтеза максимальные величины pH наблюдаются на границе кромки льдов, минимальные – подо льдом. По мере уменьшения сплоченности льдов и развития фотосинтеза на чистой воде происходит выравнивание величин pH, зафиксированных на чистой воде, у кромки льдов и во льдах. Величины pH у кромки льдов в начале фотосинтеза достигают значительных величин – до 8.4 и более. С началом окисления органического вещества происходит уменьшение значений водородного показателя. Зимой под льдом наблюдались более высокие температуры, чем на чистой воде (табл. 7).

Общая щелочность воды и щелочно-хлорный коэффициент. Вследствие избирательности высаливания морских льдов в процессе старения, щелочно-хлорный коэффициент во льдах значительно выше, чем в воде. Увеличение относительного содержания карбонатов в подледной воде в период льдообразования приводит к тому, что в воде подо льдом величина хлорного коэффициента становится несколько ниже, чем на чистой воде. В поверхностном водном слое это уменьшение относительного содержания карбонатов может быть значительным.

Процесс фотосинтеза практически не оказывает влияния на распределение общей щелочности и щелочно-хлорного коэффициента. Количество наблюдений над распределением щелочности и щелочно-хлорного коэффициента в весенне-летний период недостаточно для выявления каких-либо закономерностей.

Биогенные элементы. Распределение в морской воде фосфатов, кремния и нитратов в весенне-летний период определяется интенсивностью процесса фотосинтеза. Изменчивость этих элементов в зоне кромки льдов в это время очень велика. Потребление их в процессе фотосинтеза может лимитировать само развитие этого процесса. Наибольшая изменчивость наблюдается в распределении в воде фосфатов. Их потребление при фотосинтезе в зоне кромки льдов может привести практически к их исчезновению. Полное потребление фосфатов может наблюдаться и в чистой воде, но это происходит очень медленно – в течение нескольких месяцев, в то время как в зоне кромки льдов этот процесс может произойти за несколько недель. Необходимо также учитывать, что при таянии льдов в воду поступает дополнительное количество фосфатов, кремния, нитратов, относительное содержание которых во льдах значительно выше, чем в морской воде, что замедляет процесс их потребления. Различие в содержании биогенных элементов на чистой воде и во льдах наиболее велико в начальный период фотосинтеза, когда его интенсивность у кромки льдов уже значительна, а подо льдом в полной мере еще не проявилась. С течением времени содержание биогенных элементов в воде выравнивается в горизонтальном направлении, их концентрации достигают минимальных величин и очень часто, в момент наибольшего развития фитопланктона, можно наблюдать у кромки льдов только следы содержания фосфатов, кремния и нитратов. Такая картина наблюдалась в верхнем 10-метровом слое на мезомасштабном полигоне в зоне кромки льдов Баренцева моря в мае 1983 г. В этот период на большинстве станций в зоне кромки льдов и в разреженных льдах содержание биогенных элементов уменьшалось до следовых концентраций, в то время как на чистой воде и в сплоченных льдах их содержание было гораздо выше. По мере уменьшения

сплоченности льдов потребление биогенных элементов в процессе фотосинтеза на акватории, покрытой льдами малой сплоченности, приводит практически к полному их исчезновению в верхнем 10–20-метровом слое. Это в свою очередь, видимо, ограничивает интенсивность развития фотосинтеза.

Осенью, когда начинается конвективное перемешивание, происходит пополнение верхнего слоя биогенными элементами из более глубоких слоев. Частично это пополнение происходит путем регенерации органических форм азота и фосфора непосредственно в верхнем слое, где наиболее интенсивно происходят окислительные процессы, о чем свидетельствует высокое содержание в верхнем слое нитритного азота. Тем не менее содержание биогенных элементов в воде подо льдом зимой несколько ниже, чем на чистой воде. Это может быть вызвано тем, что относительное содержание биогенных элементов во льдах выше, но может быть и следствием того, что в процессе фотосинтеза на акватории, покрытой льдом, потребляется биогенных элементов больше, чем на чистой воде, где редко наблюдается их полное потребление. Зимой биогенные элементы в воде подо льдом распределены равномерно по вертикали, но по количеству их меньше, чем на чистой воде.

Содержание нитритного азота в воде среди льдов меняется по тем же закономерностям, что и на чистой воде, только амплитуда изменений несколько больше, что, вероятно, связано с интенсивностью процессов фотосинтеза и окисления. Минимум нитритного азота в воде среди льдов наблюдается в конце зимы. С началом фотосинтеза – образования и отмирания органического вещества – в верхнем слое увеличивается содержание нитритов. По мере дальнейшего увеличения в воде органического вещества и опускании его на дно под действием силы тяжести максимум нитритного азота также перемещается в глубину и к началу зимы обычно наблюдается в придонном слое.

2.5 Биогеохимический круговорот элементов питания на границе раздела берег–море и дно–вода

Важнейшей активной зоной является прибрежная. В прибрежье наиболее сильно проявляются такие границы раздела океана, как берег–море и наддонная вода–донные отложения. При наличии речного стока прибрежную зону шельфа выделяют в качестве самостоятельного геохимического барьера (Безбородов, Емельянов, 1985). В приливных морях наиболее интенсивным преобразованием вещества и энергии отличается литоральная отмель. Зоны повышенной трансформации вещества и энергии возникают обычно в местах сближения или пересечения нескольких граничных поверхностей (Айзатуллин, Лебедев, 1980). Большое значение литорали Баренцева моря в трофодинамике морских гидробионтов и биогеохимическом круговороте элементов связано с большой протяженностью береговой линии, обширностью осушаемых площадей дна при отливах, значительными колебаниями уровня воды в приливо-отливном цикле. Илисто-песчаные и песчаные отложения литорали благоприятны для донных биоценозов. Максимальное скопление живого вещества в пограничных слоях связано с ускорением биогеохимических циклов элементов питания. В свою очередь создаваемое живое вещество, по биогеохимическим представлениям В.И. Вернадского (1926), является наиболее активной граничной поверхностью.

Сообщества донных животных играют важную роль в процессах седиментации. Роющие животные способствуют перемешиванию и перемещению осадка из первоначального места его отложения. При этом отложения разрыхляются, обогащаются кислородом воздуха, высвобождаются и окисляются продукты распада органического вещества (H_2S , CH_3, CO_2, NH_3 и др.), в результате чего повышается окислительно-восстановительный потенциал, т.е. в целом улучшаются условия для

жизнедеятельности аэробных гидробионтов. Такие сообщества бентоса как Fabricia sabella и Pygospio sp. образуют рыхлый биоседиментационный слой, фиксируя в переплетениях своих трубок органические и минеральные частицы осадка и препятствуя его размыву и выносу за пределы литорали. Это способствует локализации и осаждению органического вещества на дно в пределах прибрежных зон и дальнейшему его многократному использованию в трофической цепи.

Трофическая роль литорали выражается в том, что количество и качество органического вещества, находящегося в донных отложениях и в придонной взвеси, оказывает влияние на распределение и биомассу нехищного зообентоса (детритоедов и сестонофагов) – важного кормового ресурса высшего звена трофической цепи. Таким образом, в целом донные отложения в качестве субстрата для поселения и источника пищи для гидробионтов влияют на распределение биоценозов на поверхности дна. Организмы в свою очередь оказывают влияние на физико-химические параметры отложений и участвуют в процессе осадкообразования (Павлова, 1986, 1987).

Связь организма и среды на литорали отражается в химическом составе жидкой фазы донных отложений, участвующей непосредственно в циркуляции и круговороте элементов на границе раздела вода-дно. Прибрежно-шельфовая зона отличается особенно высокой гидродинамикой водных масс, поэтому интенсивность обменных процессов на дне очень высока и изменяется во времени и пространстве. Количество питательных веществ, поступающих в наддонную воду, зависит от литолого-геохимических особенностей донных отложений. При этом главную роль играет наличие органического вещества, являющегося источником биогенных элементов.

Закономерности распределения биогенных элементов в иловой воде различных участков литорали обусловлены составом биоценозов и литологическими особенностями донного осадка. Максимальное количество биогенных элементов накапливается в илах и илистых песках с поселением фабриций, а также в песчаных отложениях под зарослями фукусов. Более низкие концентрации питательных веществ выявлены в отложениях с поселениями пескожила, однако они более высокие, чем в иловой воде светло-серых песков без видимых следов поселения зоо- и фитобентоса (Павлова, 1980). Придонная вода находится в непосредственном контакте с поверхностным слоем отложений. Поэтому вымывание и диффузия элементов питания в наддонную воду происходит в первую очередь с верхнего слоя отложений. В результате этого поверхностный слой отложений оказывается более обедненным азотом и фосфором, чем нижележащий. Подстилающие слои отложений в данном случае являются резервом запаса питательных веществ, диффундирующих в сторону более низкой концентрации элемента.

Динамика биогенных элементов в иловой воде связана с сезонным ходом метеорологических и биологических процессов. Основным фактором регуляции биологических явлений и биохимических преобразований в осадке является температура. Особенно важное значение имеет летний прогрев отложений дна при отливе. Наблюдается наиболее высокая сезонная изменчивость концентраций нитритов и нитратов. Следовые концентрации нитритов выявляются в августе-ноябре, а нитратов – в июле-сентябре (Павлова, 1980). Это явление связано с высокой подвижностью минеральных форм азота, их восстановлением до аммония при прогреве осадка летом, а также усиленным их потреблением фитотрофами. Накопление валового азота и его минеральных форм происходит в осенне-зимний период.

В балансе биогенных веществ в прибрежье следует отметить важную роль макрофитов. Эта роль обусловлена прежде всего высокой биомассой водорослей и особенностью прижизненного экзогенного выделения талломами водорослей органических веществ в окружающую среду. В результате этого даже грубозернистые отложения литорали содержат высокие относительно фабрицийного участка концентрации валового азота и нитратов. Причем нитриты и нитраты обнаруживаются в иловой воде под фукусами даже в те периоды, когда под биоценозами пескожила

и фабрнции их концентрация падает до аналитического нуля. Под водорослями также выше по сравнению с пескожильным участком содержание минеральных форм фосфора.

Экспериментально полученный А.Г. Карельской (1976) фактический материал по фосфатам позволил подтвердить теоретическую предпосылку о вымывании их из донных осадков в наддонную воду. При оценке концентрации биогенных элементов в приливо-отливном цикле видно, что в прибывающей воде (на урезе) концентрация фосфатов выше, чем в убывающей. Это может быть связано с большим разбавлением иловой воды при отливе и подпором жидкой фазы отложений при приливе.

Таким образом, на литорали наблюдается наиболее тесная связь организма и среды, выражающаяся в определенной совокупности физических и геохимических параметров. Гидробионты в соответствии со своими экологическими особенностями заселяют наиболее благоприятные для существования территории. В результате жизнедеятельности организмов усиливаются биогеохимическая дифференциация и циркуляция химических элементов между живыми и неживыми компонентами среды и между твердой и жидкой фазой. При деструкции и минерализации органического вещества жидкая фаза отложений обогащается питательными веществами. В гидродинамически активной прибрежной зоне на границе раздела вода-дно особенно энергично совершается обмен подвижными компонентами. Приливо-отливные явления способствуют выносу растворенных и взвешенных форм биогенных элементов далеко за пределы прибрежной зоны, где они используются для создания первичной продукции. Из вышесказанного следует, что контактные зоны берег-море и дно-вода являются наиболее продуктивными.

На обширном мелководном шельфе Баренцева моря в удалении от береговой полосы важную роль в поступлении биогенных элементов в фотический слой, а следовательно, в создании первичной биопродукции играет контактная зона на границе вода-дно. Активный гидродинамический режим, перемешивание донных осадков роющими животными интенсифицируют диффузионный обмен растворенными веществами на границе вода-дно и их поступление в эвфотический слой воды. Количество поступающих в наддонную воду элементов зависит от их концентрации в иловой воде. Химический состав иловых вод определяется физико-химическими параметрами вмещающих их отложений и структурой населяющих дно биоценозов.

Исследования в западной части баренцевоморского шельфа позволили выявить связь содержания биогенных элементов в иловой воде с биопродукционными процессами как в водной толще, так и в отложениях дна. По содержанию биогенных элементов в наддонном столбе воды и в иловой воде выделены наиболее продуктивные зоны, расположенные в прибрежье Норвегии, Западного Шпицбергена и на Медвежинском мелководье. Максимальное содержание форм азота, $C_{орг}$ и углеводов обнаружено на Медвежинском мелководье с обильным заселением дна живой фауной. Накопление растворенных форм составных частей органического вещества отражает высокую продуктивность вод фронтальных зон и жизнедеятельность донного населения.

В целом на шельфе в системе вода-дно наблюдается снижение содержания органических форм азота и фосфора от поверхностного слоя воды (0-10 м) в глубину в соответствии с протекающими процессами фотосинтеза и возрастание их содержания в придонном слое воды и иловой воде. Например, в прибрежных водных массах в слоях 0-10, 10-75, 75-250 м, в придонной и иловой воде верхнего слоя отложений средневзвешенная концентрация органического азота составляла соответственно 860, 320, 214, 620 и 840 мкг/л. Такие же особенности вертикального распределения биогенных элементов характерны и для других исследованных высокопродуктивных районов.

Таким образом, установлено, что химический состав жидкой фазы отложений находится в тесной связи с продукцией органического вещест-

ва в водной толще. В иловой воде содержание биогенных элементов намного выше, чем в водной толще. При вертикальном подъеме вод биогенные элементы жидкой фазы отложений поступают в верхний фотический слой водной толщи, где создается продукция гидробионтов низшего трофического уровня, используемая затем организмами более высоких звеньев трофической цепи. В результате, вовлекаясь в круговорот, биогенные элементы иловой воды являются дополнительными источниками питания автотрофов в продукционном слое водных масс и оказывают непосредственное влияние на обеспечение высокой продуктивности низшего трофического уровня, а в последующем и всех звеньев трофической цепи.

Глава 3

РОЛЬ МИКРОБНЫХ ЦЕНОЗОВ В ЭКОСИСТЕМАХ МОРЕЙ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА

3.1. Бактериопланктон

Норвежское море

В ряду рассматриваемых нами в микробиологическом отношении морских водоемов европейского Севера Норвежское море наиболее подвержено влиянию теплых вод Атлантики. Это самое теплое из всех северных морей по сравнению с Гренландским, Баренцевым, Белым и Карским морями – оно не замерзает. Это положение и определяет специфику структуры и функционирования бактериального населения. Несмотря на длительное изучение этого водоема зарубежными исследователями, бактериопланктону не было уделено внимания. Нам известны только данные по количеству сапрофитных бактерий, растущих на богатой питательной среде при 25–27 °C (Крисс, 1976). Это мезофильные формы бактерий, обитающие преимущественно в теплых поверхностных водах южных и умеренных широт. В период работ (1958 г.) в Норвежском море по четырем разрезам от Скандинавского п-ова в направлении к Исландии и о-ву Ян-Майен А.Е. Крисс и его сотрудники обнаружили в 65% проб воды относительно большое количество сапрофитов – от единиц до сотен клеток в 40 мл воды, что сопоставимо с субтропическими районами Северной Атлантики. Результаты микробиологической индикации разнородности водных масс в Норвежском море выявили следующую топографию вод экваториально-тропического происхождения: приповерхностный слой, 150-200, 200-250, 300-400, 750-1000, 1000-2000 м. В некоторых местах эти воды простирались до 3000 м и заполняли придонную область, в других – между ними и дном проходили арктические воды. Слои вод экваториально-тропического происхождения в Норвежском море более мощные, чем в Гренландском при сходной топографии.

Работы сотрудников лаборатории микробиологии ММБИ, проведенные зимой и летом 1981 г.,дополнили исследования мезофильных форм сапрофитных бактерий в этом водоеме. На станциях по четырем разрезам (рис. 14) было установлено закономерное снижение численности сапрофитов по мере удаления от скандинавских берегов, их сравнительно равномерное распределение в водной толще в зимний период и более обильное развитие в фотическом слое летом.

Позднее (1984-1986 гг.) в тех же районах Норвежского моря.нами были изучены количественные и продукционные характеристики бактериопланктона в целом как летнего, так и зимнего. Результаты представлены в табл. 9. Средние плотность и биомасса зимнего и летнего бактериопланктона оказались приблизительно одинаковыми. По морфологическому составу летом доминировали мелкие кокки, а зимой – более крупные палочки, что сказалось на значениях вычисленных средних объемов бактериальных клеток. Сезонные сукцессии морфологического состава бактериопланктона приводят к тому, что зимой биомасса микроорганизмов несколько выше, чем летом (соответственно в среднем 350 и 300 мг/м^3). В плане пространственного распределения как зимнего, так и летнего бактериопланктона было отмечено уменьшение его плотности и биомассы по мере удаления от скандинавских берегов в открытую часть моря, а затем возрастание в районе нулевого меридиана. В плане вертикального распределения микроорганизмов зимой какие-либо четкие тенденции отмечены не были, а летом – доминирование в поверхностных слоях. Распределение микроорганизмов в Норвежском море связано,

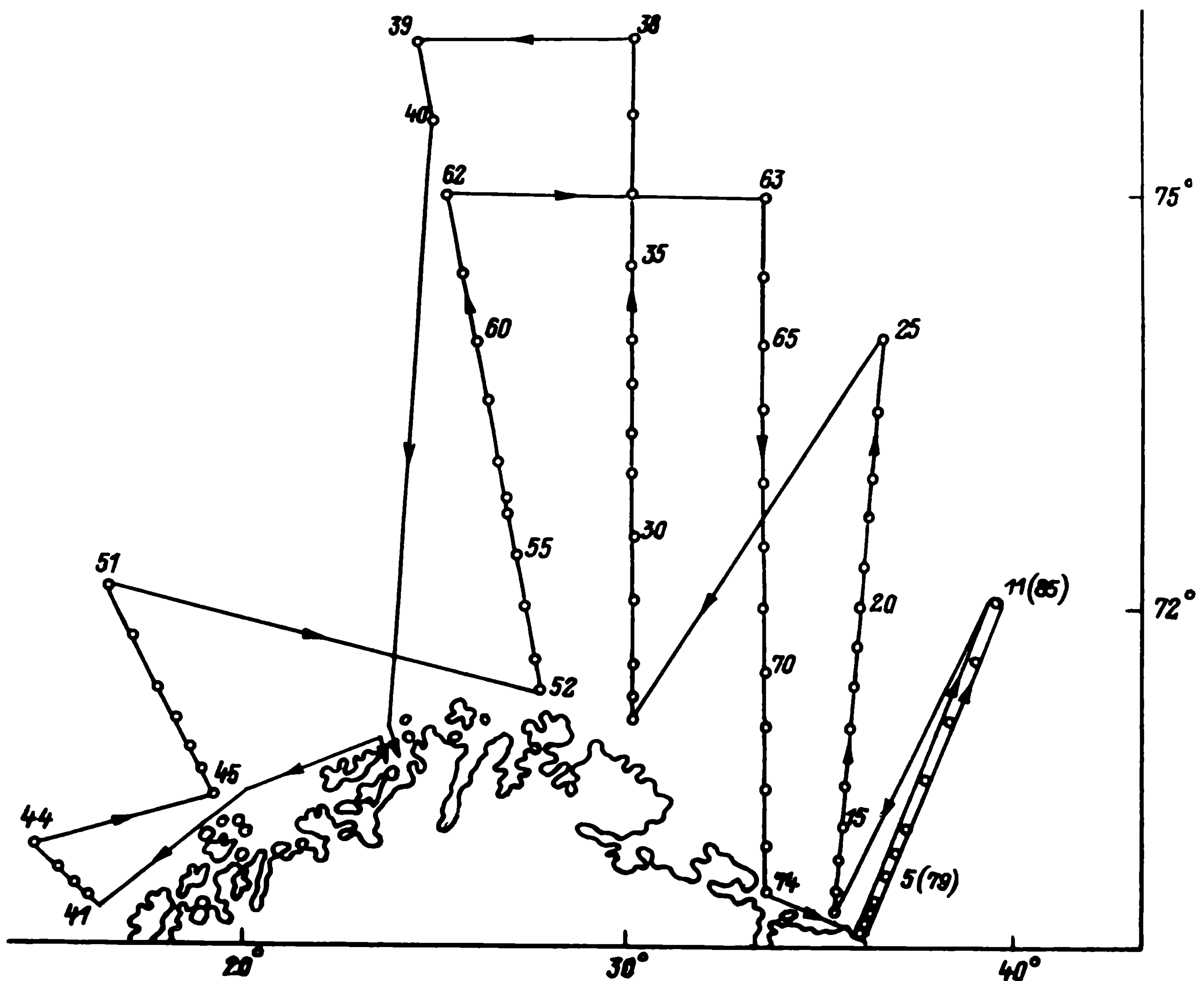


Рис. 14. Схема расположения станций в Норвежском и Баренцевом морях в период работ 1984–1986 гг.

по-видимому, с существованием у поверхности циклонического круговорота, который образует Норвежское течение, несущее теплую (5–12 °С) голубую атлантическую воду на север (цит. по: Богданов, 1985).

Немногочисленные эксперименты по определению продукционных характеристик бактериопланктона Норвежского моря, таких как суточная продукция биомассы, время удвоения числа клеток, Р/В-коэффициенты микроорганизмов, их выедание микрозоопланктоном, следует считать предварительными и ориентировочными. Все же можно указать, что по сравнению с более изученным в этом отношении Баренцевым морем, они были несколько выше, особенно вблизи берегов. Этот факт можно объяснить большей насыщенностью вод Норвежского моря органическим веществом, поступающим из Атлантики и продуцируемым фитопланктоном непосредственно в водоеме. Период весеннего развития фитопланктона на шельфе Скандинавского п-ова и вблизи Фареро-Шетландского канала начинается в марте, на севере моря – в июне, вегетационный период на юге продолжается 8 мес, на севере – 6 мес. В Баренцевом море проходит одна из ветвей Норвежского течения (Нордкапское течение), биологическая весна начинается на юге в апреле, на севере – в июле, период вегетации фитопланктона составляет соответственно 6 и 4 мес. Разница в содержании органических веществ, доступных для использования бактериопланктоном в Норвежском и Баренцевом морях, очевидна.

Если сопоставить средние значения биомасс основных компонентов планктонных сообществ Норвежского моря (см. табл. 9), то становится очевидно, что летний бактериопланктон составляет 20% от фитопланктона и 15 – от зоопланктона. Следовательно, его роль в трофодинамике пелагических сообществ летом незначительна. Другое дело в зимний период, когда в течение 4 мес на юге Нор-

Таблица 9

Некоторые количественные и продукционные характеристики планктона Норвежского моря

Характеристика	Биологические сезоны		Источник
	весенне-летний	осенне-зимний	
Плотность бактерий от берега в море, 10^3 кл/мм	1000–800	800–600	Собственные данные
Объем бактериальных клеток, мкм^3	0.26	0.38	Тот же
Биомасса бактерий от берега в море, мг/м^3	260–210	280–260	
Суточная продукция биомассы бактерий, мг/м^3/сут	164	162	
Время удвоения числа клеток бактерий, ч	55	60	"
Р/В-коэффициент бактерий, %	70	60	
Выедание бактерий микрозоопланктоном, %	45	55	
Биомасса фитопланктона, г/м^2	0.8–10	0.1	Цит. по: Скарлато, Голиков, 1986
Биомасса зоопланктона, мг/м^3	1000	300	Цит. по: Богданов, 1985
Первичная продукция, мгС/м^2/сут	250–500	0	Тот же

Примечание. Данные по бактериопланктону получены прямым скляночным методом (Иванов, 1955) и прямым счетом с использованием эритрозина (Разумов, 1932).

вежского моря и 6 мес на севере фитопланктон почти не вегетирует, а биомасса зоопланктона вполне сопоставима с таковой микроорганизмов. Учитывая крупные размеры клеток зимнего бактериопланктона, его агрегированность, увеличение плотности на взвесях, что все вместе способствует использованию микроорганизмов в пищу, можно отметить возрастание трофической значимости бактериопланктона зимой. Это положение еще более наглядно иллюстрирует следующие расчетные данные. Уровень новообразования органического вещества фитопланктоном Норвежского моря за период вегетации 120–180 дней в слое 0–50 м южных и северных районов моря, если принять среднее значение первичной продукции равным 400 мг С/м^2/сут (цит. по: Богданов, 1985), будет равен 48–72 гС/м^2 Максимальная годовая продукция растительноядного зоопланктона в атлантических водах Норвежского моря и в смешанных составляет соответственно 1.5 и 5.5 гС/м^2 (цит. по: Моисеев, Нейман, 1986). Бактериопланктон продуцирует биомассу в течение всего года от поверхности до дна. Если среднесуточная продукция бактерий для слоя 0–50 м равна 750 мг С/м^2, то за год эта величина составит 273 гС/м^2. Следовательно, в поверхностных атлантических водах Норвежского моря за год бактериопланктон создает органическое вещество в количестве более чем в 5 раз большем, чем фитопланктон за вегетационный период, и на порядок больше, чем растительноядный зоопланктон.

Гренландское море

Исследования микроорганизмов в этом водоеме, как и в Норвежском море, достаточно ограничены. До 50-х годов нашего столетия имелась только одна работа Левина, которая подробно описана (Мишустина, Мицкевич, 1963). В 1956 г. был собран материал по распространению в северной части Гренландского моря, начиная с 78° с.ш. и выше, сапрофитных бактерий, растущих на богатой питательной среде при 25–27 °С (Крисс, 1959; Мишустина, Мицкевич, 1963). Выводы, сделанные исследователями, могут быть отнесены только к мезофильным формам сапрофитов. Между тем Гренландское море, в отличие от теплого Норвежского,- холодное, относится к арктическому, а не умеренному поясу, в поверхностных водах здесь образуется циклонический круговорот за счет Восточно-Гренладского течения, несущего холодную (-1.5-+3 °С) арктическую воду (соленость ее 33-34‰) на юг; зимой и весной почти все море покрыто местными льдами и принесенным из Арктики паком, в августе-сентябре лед сохраняется лишь у берегов Гренландии. Зная в настоящее время специфические особенности арктической микрофлоры (Теплинская, 1985; Теплинская, Москвина, 1987б), можно с уверенностью сказать, что в условиях Гренландского моря доминируют психрофилы, а мезофильных форм микроорганизмов должно быть мало. Неудивительно поэтому, что вышеупомянутые исследователи обнаружили крайнюю бедность сапрофитных микроорганизмов, способных расти при 25–27 °С в толще вод моря. Относительно более заселенными горизонтами воды в период исследований были 0–25, 300–400, 1000 м и ниже, причем сапрофиты глубинных слоев и качественно и количественно отличались от бактериального населения верхних слоев. Микробиологическая индикация водных масс разного происхождения (Крисс, 1976) показала, что основная масса вод в Гренландском море между 78 и 83° с.ш. представлена водами арктического происхождения. На некоторых ярусах наблюдается проникновение ветвей северо-атлантического течения, несущего воды экваториально-тропического происхождения. По мощности они уступают таковым в Норвежском море.

Литературные данные по общей численности и биомассе бактериопланктона в этом водоеме нам не встречались. Известно лишь, что вблизи Шпицбергена плотность бактериопланктона в 30-метровом слое воды составляла летом 1978 г. в среднем 200 тыс. клеток в 1 мл воды при размахе ее колебаний от 40 тыс. до 440 тыс. кл/мл.

Наши исследования количественного распределения бактериопланктона Гренландского моря были проведены в августе 1985 г. на 5 станциях разреза по 76° с.ш. от Гренландии к Шпицбергену. Далее этот разрез был продолжен в Баренцевом море, о чем подробнее будет сказано ниже. Станции были расположены в центральной части моря, которая занята холодными, довольно однородными водными массами (соленость 35‰, температура -1.0 °С). Это так называемая североатлантическая глубинная вода. Глубины на станциях разреза составляли от 3140 до 225 м. Ближе к Гренландии была отобрана одна проба льда.

В период исследований было установлено, что на 5 станциях разреза плотность микроорганизмов колебалась в пределах 10 тыс.-500 тыс. кл /мл, составляя в среднем по 8-9 горизонтам водной толщи на каждой из станций около 100 тыс. кл/мл. Наименьшей средней плотностью бактериопланктона отличалась водная толща в середине разреза (рис. 15), наибольшей - ближе к Шпицбергену. Биомасса бактерий ввиду однотипности морфологического состава клеток в бактериальном сообществе вод Гренландского моря по разрезу (средний объем клеток 0.4 мкм^3) была также в среднем наименьшей в середине разреза (284 мг/м^3) и наибольшей - вблизи Шпицбергена (655 мг/м^3). В распределении плотности и биомассы бактериопланктона по вертикали было отмечено их преобладание в слоях 0-25, 75-100, 250-500 и 1000 м. На станции 384 максимальные плотность и биомасса микроорганизмов соответствовали горизонтам 25, 75, 500 м, ст. 385 - 100 и 1000 м, ст. 387 - 10 и 100 м, ст. 389 - 100 и 250 м и, наконец,

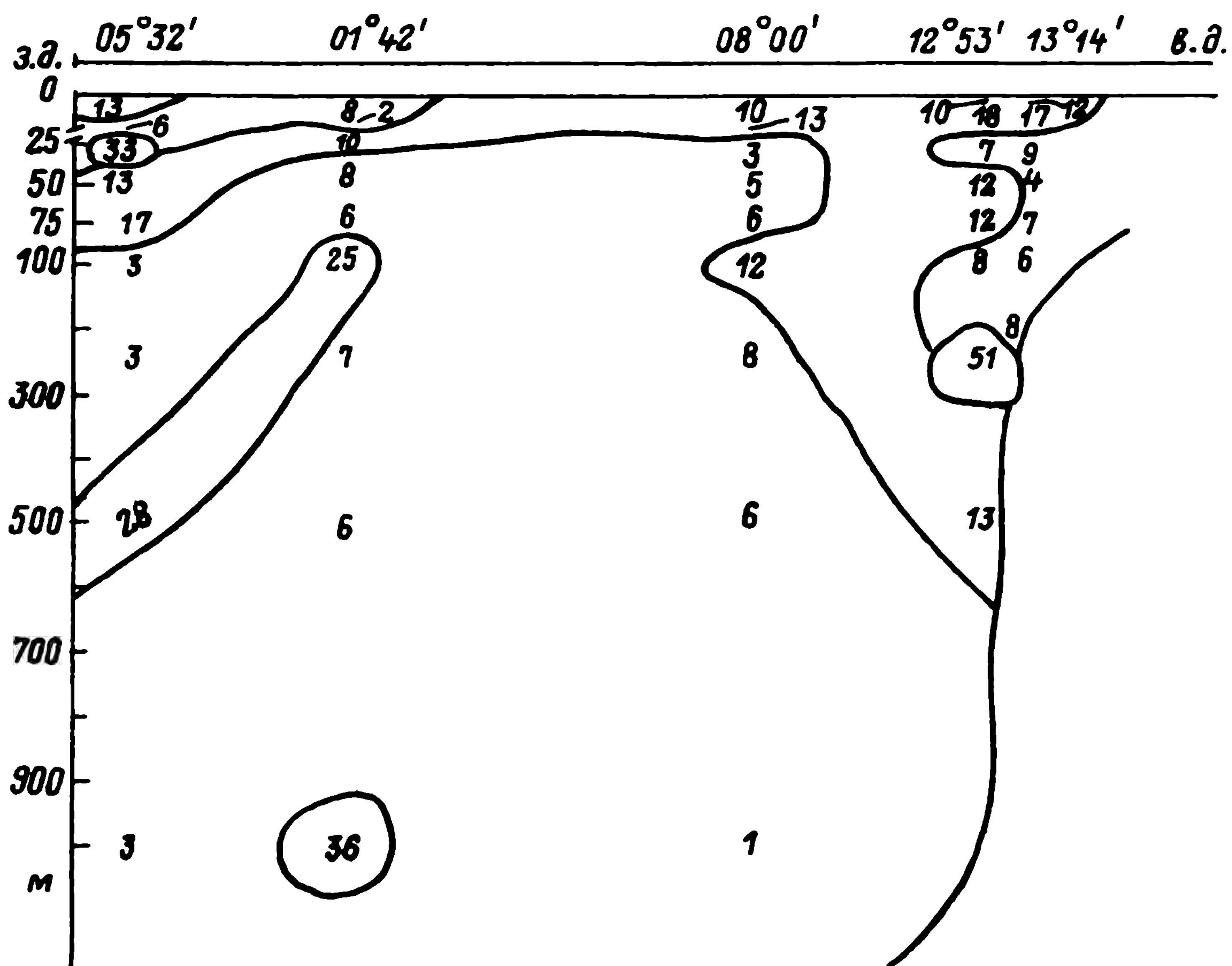


Рис. 15. Распределение плотности ($\cdot 10^4$ кл/мл) бактериопланктона Гренландского моря на станциях разреза по 76° с.ш. летом 1985 г.

ст. 391 - 0.5 и 10 м. Создается впечатление, что водные массы, содержащие большее количество бактерий, то заглубляются по разрезу, то поднимаются к поверхности.

Примечательно, что лед, отобранный в районе ст. 384, содержал микроорганизмов в 3 раза больше, чем поверхностный слой воды 0.5 м.

Продукционные характеристики бактериопланктона Гренландского моря остаются пока не изученными. Но если учесть значения P/B-коэффициентов бактериального населения северной части Норвежского моря, а также северо-западной части Баренцева моря, можно легко рассчитать среднюю суточную продукцию биомассы микроорганизмов и в этом водоеме. На станциях разреза по 76° с.ш. эта величина составит около 200 мг/м^3/сут, а для слоя воды 0-1000 м, что близко к средним глубинам в Гренландском море, - 20 гС/м^2/сут. Такое количество новообразованного за сутки бактериального белка, пригодного в пищу зоопланктерам, достаточно впечатляет.

Действительно, за короткий вегетационный период в Гренландском море с июля по сентябрь фитопланктон продуцирует от 50 до 150 гС/м^2/год, при этом дополнительным источником первичной продукции могут быть диатомовые и синезеленые водоросли криопелагических биоценозов, которые продуцируют за сутки, если принять световой день равным 24 часам, 0.2 гС/м^2 (цит. по: Скарлато, Голиков, 1985). Между тем суточная продукция бактериопланктона даже в узком 0-10-метровом слое воды составляет тоже 0.2 гС/м^2. Интересно привести также некоторые цифры, характеризующие биомассы организмов планктона, в пересчете, к примеру, на слой 0-100 м. Известно, что в северной части Гренландского моря биомасса фитопланктона может достигать 4.3 г/м^2, но обычно составляет 0.2-0.6 г/м^2 (цит. по: Скарлато, Голиков, 1985). Биомасса зоопланктона здесь в период биологического лета колеблется от 300 до 500 мг/м^3, но часто превышает 1 г/м^3, что равно 100 г/м^2 (Павштикс, 1987). Биомасса микроорганизмов в этом же слое составляет в среднем 40 г/м^2, но может достигать и больших значений, учитывая ее максимумы в отдельных слоях воды. Совершенно очевидно, что в условиях Гренландского моря, особенно по сравнению с Норвежским,

функциональная значимость бактериопланктона очень велика. Это относится и к длительному периоду биологической осени и зимы (9 мес), и к водной толще, где фитопланктон не развивается в течение всего года.

Баренцево море

К настоящему времени этот морской водоем, особенно южная его часть, наиболее изучен в микробиологическом отношении по сравнению с остальными морями европейского Севера. Особенности структуры и функционирования бактериопланктона, его участие и роль в формировании биологической продуктивности Баренцева моря детально описаны нами (Теплинская, 1985). Установлено, что бактериальное население водной толщи моря благодаря высоким плотности и биомассе, значительным темпам размножения и суточной продукции биомассы, крупному размерному составу клеток и их агрегированности является наряду с первичными продуцентами основой трофической цепи организмов пелагиали. Особенно велика роль бактерий в период полярной ночи (на юге – 6 мес) в прибрежных и фронтальных зонах моря, поскольку все их продукционные характеристики здесь значительно выше по сравнению с открытым морем.

Зимой в южной части моря, свободной ото льда, плотность микроорганизмов составляет в среднем 500 тыс. кл/мл, средний объем клеток – 0.38 мкм^3, биомасса – 264 мг/м^3, время генерации – 48 ч, Р/В = коэффициент – 0.4, суточная продукция – 106 мг/м^3, выедание микрозоопланктоном – 75% биомассы микроорганизмов в сутки. Летний бактериопланктон южной части моря отличается от зимнего несколько более высокими значениями всех продукционных характеристик, что связано с более высоким содержанием в воде легкоусвояемого бактериями органического вещества автохтонного происхождения.

За более чем 5-летний период исследований в южной части моря отмечена интересная закономерность постепенного уменьшения плотности микроорганизмов и укрупнения средних объемов их клеток при продвижении с запада на восток. Кроме того, летом в юго-восточной части моря биомасса бактерий нарастает, хотя и незначительно в среднем по толще вод, с севера на юг, а зимой – в обратном направлении (Байтаз, Байтаз, 1987). Ветвь Норвежского течения – Нордкапское течение вносит в Баренцево море теплую (3–12 °С в зависимости от сезона) атлантическую воду. Течение разделяется на несколько ветвей: основная направлена на юго-восток вдоль Мурманского берега, несколько меньших следует на восток и северо-восток, обтекая банки и образуя несколько циклонических круговоротов и фронтальные зоны при встрече с местными более холодными водами. По мере продвижения на восток температура и соленость атлантической воды понижаются. Следствием охлаждения воды в бактериальном сообществе является уменьшение численности при увеличении средних размеров клеток. Особенно наглядно это можно представить при сравнении этих характеристик бактериопланктона Норвежского и Баренцева морей.

Центральные районы и северная часть Баренцева моря менее подвержены влиянию теплых вод Атлантики. Исследований количественных и продукционных характеристик бактериопланктона для этой области моря мало, поскольку на севере и востоке оно зимой покрывается льдом. Исходя из известных нам работ, проведенных здесь в летний период, можно лишь приблизительно оценить бактериальное население баренцевоморских вод. Так, в районе о-вов Земли Франца-Иосифа летом 1978 г. плотность бактериопланктона колебалась от 40 тыс. до 440 тыс. кл/мл верхнего 30-метрового слоя воды (Daihlbäck at al., 1982). Здесь же в сентябре–начале ноября 1981 г. (Бульон, 1985) было отмечено, что потребление ацетата гетеротрофными микроорганизмами протекает крайне медленно (в среднем 0.610^{-3} мкгС/л/ч). Если учесть, что радиоуглеродный метод плохо зарекомендовал себя при определении активности морской и океанической

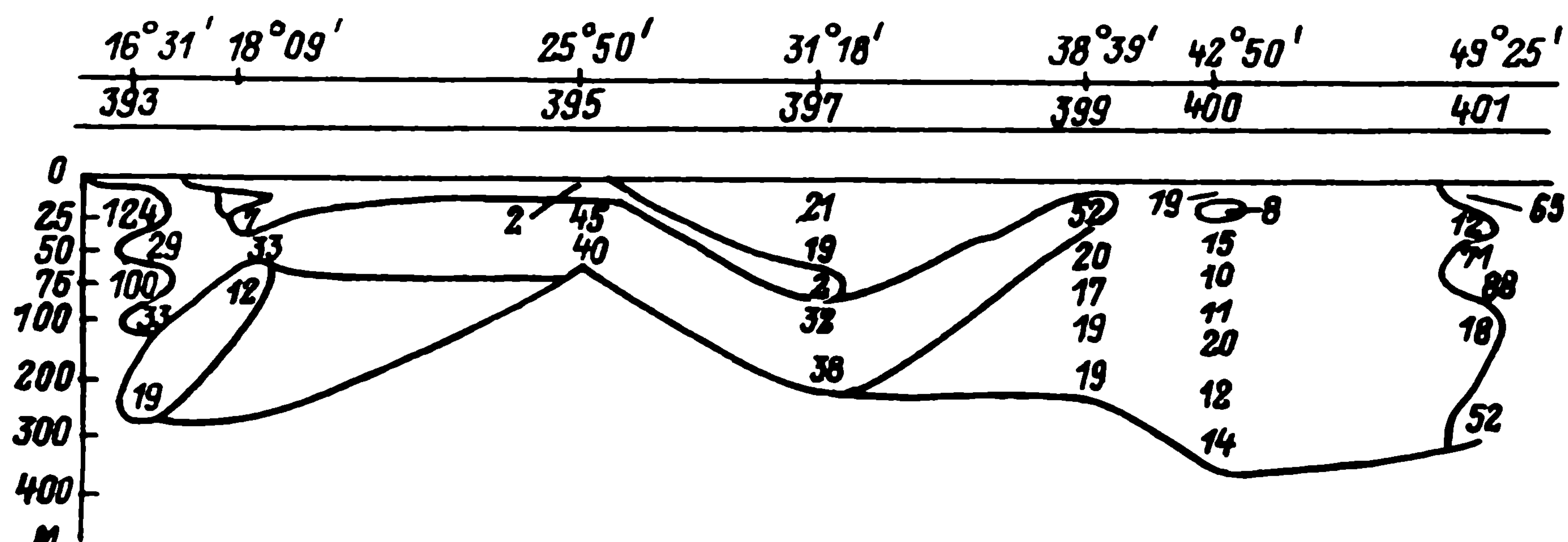


Рис. 16. Распределение плотности ($\cdot 10^4$ кл/мл) бактериопланктона Баренцева моря на станциях разреза по 67° с.ш. летом 1985 г.

микрофлоры, эти данные можно не принимать во внимание. И, наконец, в водах Новоземельского течения, влияние которого летом 1978 г. прослеживалось почти до 78° с.ш. (у кромки льдов), средняя плотность бактериопланктона составляла 70 тыс. кл./мл с максимумами на глубинах 0.5 и 50 м, а биомасса – 54 мг/м^3 в 10-метровом слое воды.

Все эти немногочисленные данные следует дополнить результатами наших исследований, проведенных в августе 1985 г. на 7 станциях разреза по 76° с.ш. от Шпицбергена к о-вам Новая Земля. Этот разрез явился продолжением такового в Гренландском море (см. рис. 15). Глубины на станциях составили 60–365 м. Плотность и биомасса бактериопланктона на 7 станциях разреза в Баренцевом море колебались в более широких, чем в Гренландском море, пределах: от 10 тыс. до 1 млн 200 тыс. кл/мл и от 38 до нескольких тысяч мг/м^3. Средний объем клеток существенно не отличался (0.38 мкм^3). Наибольшими средней численностью и биомассой отличалось бактериальное население водной толщи на станциях, расположенных в 30 милях от южной оконечности Шпицбергена, в Надеждинском мелководье и у западного склона Новоземельской банки с глубинами соответственно 260, 60, 290 м (рис. 16). Наименьшими эти количественные характеристики бактерий были в районе Зюйдкапского желоба с глубиной 275 м. По-видимому, толщина водного слоя не определяет суммарной плотности и биомассы микроорганизмов в столбе воды под 1 м^2. В плане вертикального распределения этих характеристик бактериопланктона четких тенденций обнаружено не было, что вполне понятно, поскольку месторасположение каждой из станций было своеобразным. Так, вблизи Шпицбергена при взаимодействии Южно-Шпицбергенского течения и арктических вод максимальная плотность и, следовательно, биомасса микроорганизмов соответствовала горизонтам 10, 25 и 75 м, причем на остальных горизонтах от поверхности до дна ее значения были более чем в 3 раза меньше максимальных. В районе Зюйдкапского желоба наибольшая плотность микроорганизмов наблюдалась в 50-метровом горизонте, Надеждинского мелководья – горизонте 25 м и у дна, в конце Западного желоба под действием течения Персея – в нижних горизонтах 100 и 240 м, у юго-восточной оконечности возвышенности Персея – горизонте 10 м, у северного края впадины между Центральной возвышенностью и Новоземельской банкой – полуметровом и 100-метровом горизонтах и, наконец, у западного склона Новоземельской банки – в слоях 0–10, 50–75 м и у дна. Сложность и мозаичность пространственного распределения бактериопланктона отражают разнообразие гидрологической обстановки в каждом конкретном районе моря по 76° с.ш., где существуют многочисленные фронтальные зоны смешения разнородных водных масс.

Для оценки суточной продукции бактериопланктона центрального и отчасти северного районов моря мы приняли во внимание тот факт, что даже в южной

части (72^o с.ш.) Р/В-коэффициент и летнего и зимнего бактериопланктона постоянно холодных придонных слоев воды, как правило, равен 0.5 и выше (Теплинская, 1985; Teplinskaya, Dudarenko, 1984). Тогда суточная продукция биомассы микроорганизмов на станциях вышеописанного разреза составит 250-1200 мг/м^3 или 9-64 гС/м^2 для слоя воды от 60 до 360 м глубины. Эти значения несколько превышают полученные для южной части Баренцева моря тоже в летний период.

Значительная суточная продукция биомассы баренцевоморского бактериопланктона тесно связана с его минерализационной деятельностью, так как в любых бактериальных клетках процессы метаболизма жестко сбалансированы. Первичная деструкция мертвого органического вещества осуществляется сапрофитными бактериями, которые в условиях Баренцева моря представлены двумя экологическими группами: психрофилами и мезофилами (Теплинская, 1985; Теплинская, Москвина, 1987б). Особо следует подчеркнуть, что в теплых атлантических водах, проникающих в Баренцево море, психрофилы и мезофилы присутствуют приблизительно в одинаковых количествах и, судя по темпам размножения, разлагают органическое вещество с одинаковой скоростью. Иная картина наблюдается в холодных местных и арктических водах. Здесь доминируют психрофилы, причем их количество и активность метаболизма в течение года зависят только от содержания органических веществ в воде. Учитывая количество психрофилов и скорость удвоения числа их клеток, можно с полной уверенностью говорить о существенной роли сапрофитного бактериопланктона Баренцева моря в минерализации мертвого органического вещества до простых соединений и элементов, доступных к использованию фитопланктоном.

Для выяснения роли бактериопланктона в функционировании экосистем пелагиали Баренцева моря мы проанализировали известные нам значения биомасс основных планктонных сообществ, а также сравнили данные первичной и бактериальной продукции. В южной части моря, где период вегетации фитопланктона составляет 6 мес (апрель-сентябрь) биомасса фитопланктона в фотическом слое обычно превышает 1 г/м^2 или 10.0 мг/м^3 (цит. по: Скарлато, Голиков, 1985), зоопланктона - колеблется в пределах 200-2000 мг/м^3 с максимальной концентрацией в поверхностных слоях (цит. по: Зенкевич, 1963), бактериопланктона - в среднем для водной толщи от поверхности до дна равна 260 мг/м^3. Зимой (продолжительность 6 мес)· биомасса фитопланктона резко снижается, зоопланктона увеличивается приблизительно в 4 раза, концентрируясь в слое воды 100-200 м, а бактериопланктона составляет в этих слоях в среднем 500 мг/м^3 (Теплинская, 1985). В северных районах моря, где период вегетации фитопланктона составляет 4 мес, его биомасса приблизительно такая же, как и на юге: биомасса зоопланктона - концентрируется в тонком 0.5-метровом слое, где колеблется от 14 до 1284 мг/м^3, в слое 0-10 м равна в среднем 142 мг/м^2, или 14 мг/м^3, а на шельфе равна 533 мг/м^3 (цит. по: Павштикс, 1987). Биомасса бактерий, как мы указывали выше, составляет в среднем от поверхности до дна 800 мг/м^3 Примечательно, что при анализе взаимосвязей бактерио- и фитопланктона на станциях разреза по 76^o с.ш. с расчетом коэффициентов корреляции между их количественными показателями мы установили прямую достоверную связь плотности и биомассы микроорганизмов с численностью, а не биомассой фитопланктона. Этот факт указывает на стимулирующее влияние клеток фитопланктона при развитии и росте бактерий.

Если сопоставить данные первичной и бактериальной продукции в местах преобладания атлантических или арктических вод в Баренцевом море, то обнаруживается, к примеру, следующее. В середине августа в фотическом слое первичная продукция в первом случае колебалась от 171 до 279 мг С/(м^2·день), а во втором - от 63 до 212 мгС/(м^2·день), снижаясь к сентябрю-октябрю до нуля (цит. по: Бобров, Шмелева, 1985). В это же время суточная продукция биомассы бактериопланктона от поверхности до дна составляла соответственно 2-10 гС/(м^2·сут) и 9-64 гС/(м^2·сут), согласно нашим исследованиям оставаясь

почти на том же уровне в течение всего года. Таким образом, главенствующая трофическая значимость бактериопланктона в южных районах моря зимой и северных круглый год совершенно очевидна.

Белое море

Бактериальное население Белого моря (в основном Кандалакшского залива) исследовано пока незначительно (Теплинская, Москвина, 1987а). Анализ литературных данных и собственных материалов по продукционно-деструкционной деятельности микроорганизмов в этом водоеме позволил с известной степенью приближения оценить их роль в функционировании экосистем пелагиали не только прибрежных, но и открытых районов моря. Летний бактериопланктон Воронки, Горла и центральной части бассейна характеризуется количественными и продукционными показателями, сопоставимыми с таковыми бактериального населения восточной части Баренцева моря, и в заливах, особенно Кандалакшском, - значительно более высокими по сравнению с прибрежьем Баренцева моря. В средней части Белого моря максимальные плотность и биомасса микроорганизмов обнаружены в поверхностном слое, термоклине и у дна, что связано с постоянной стратификацией вод моря. В поверхностном 50-метровом слое присутствует более мелкий по размерному составу бактериопланктон, чем в глубинных и придонных слоях, где из-за слабого водообмена всегда сохраняется „зимняя" вода с температурой от 0 до -1.5 °C.

В зимний период исследовать все море не представилось возможным, поскольку оно на 6-7 месяцев замерзает, но, по-видимому, особых изменений в структуре и распределении микроорганизмов нет. В Кандалакшском заливе плотность бактериопланктона летом составляет в среднем 1 млн кл/мл, биомасса - 630 мг/м^3, время удвоения числа клеток - 40 ч, Р/В-коэффициент - 0.6, суточная продукция - 37 мг/м^3, выедание биомассы бактерий - 30% (табл. 10). Осенний бактериопланктон залива еще более обилен и активен. Средние плотность и биомасса достигают 2 млн кл/мл и 1.5 г/м^3, время удвоения числа клеток - 30 ч, суточная продукция - 900 мг/м^3.

Более полно сезонную динамику количественных и продукционных характеристик представилось возможным проследить на стационарной точке в заливе с февраля по сентябрь 1984 г. За этот период исследований было установлено, что наибольшие численность и биомасса бактерий соответствуют осеннему и зимнему сезонам года, когда созданный за весенний и летний периоды запас автохтонной органики активно утилизируется микроорганизмами. В плане вертикального распределения постоянный максимум количественных показателей бактерий обнаруживался в горизонте 2 м. Именно этот слой воды в Белом море характеризуется наиболее массовым развитием фитопланктона (Федоров, Бобров, 1977), который стимулирует развитие микроорганизмов.

Сезонная динамика продукционных характеристик бактериопланктона на стационарной точке в Кандалакшском заливе была следующей. Наибольшими темпами размножения отличался у бактерий зимний период, наименьшими - осенний и весенний. Наибольшая суточная продукция биомассы соответствовала также зимнему бактериопланктону, а наименьшая - осеннему. Наибольшее выедание биомассы микроорганизмов обнаружено также в зимний период и летом, наименьшее - весной и осенью. Таким образом, наиболее активным и обильным в условиях Белого моря, если судить по заливу, оказывается зимний бактериопланктон, когда фитопланктона мало и он почти не развивается.

Выводы, сделанные относительно общего бактериопланктона, подтверждаются данными по численности и активности метаболизма сапрофитных бактерий, которые в Белом море, как и в Баренцевом, представлены двумя экологическими группами - психрофилами и мезофилами (Теплинская, Москвина, 1987а, 1987б). В открытых

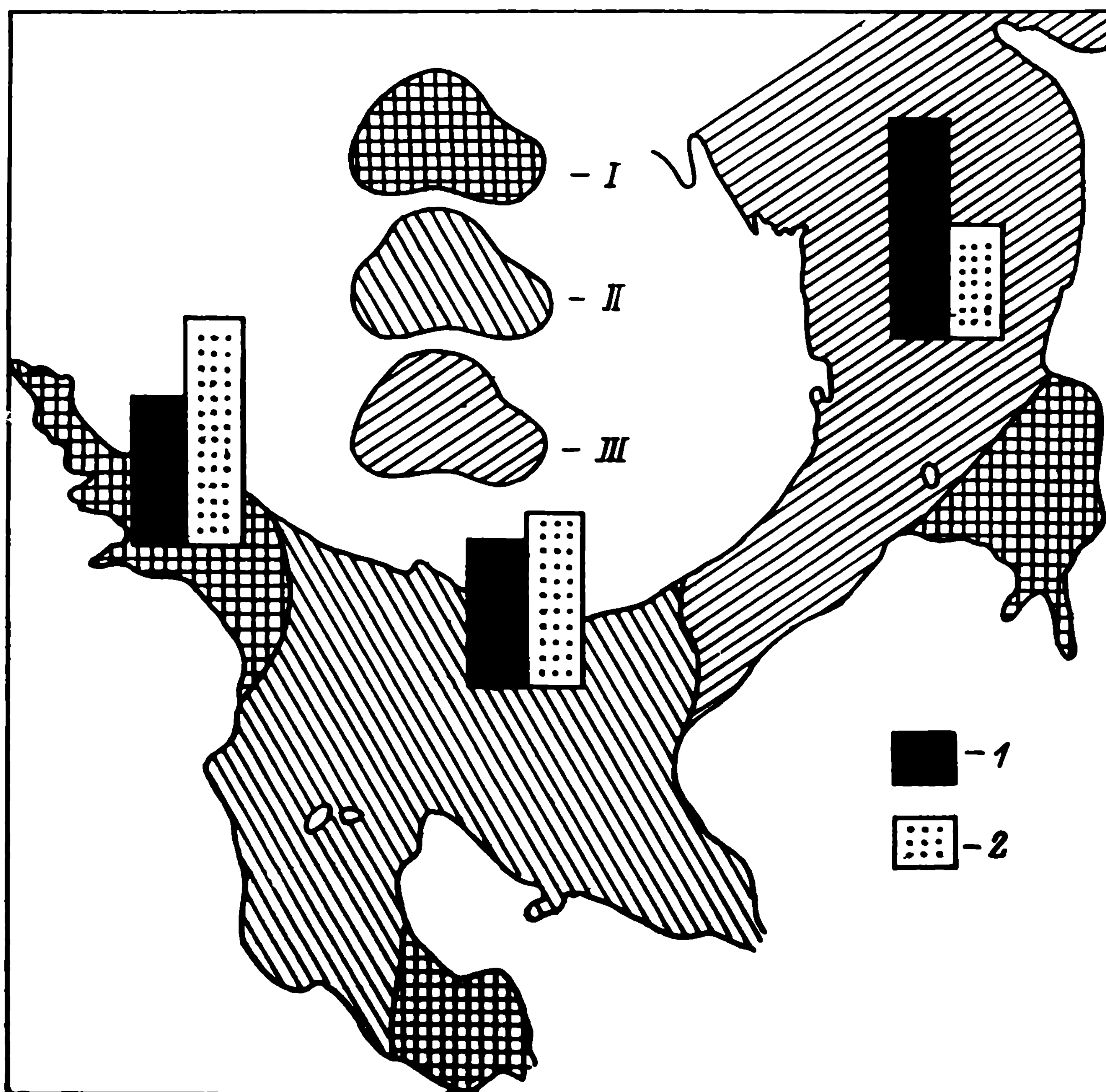


Рис. 17. Соотношение психрофильных и мезофильных форм сапрофитных бактерий в различных водных массах Белого моря летом 1984 г.

1 - психрофилы; 2 - мезофилы; I - прибрежная водная масса; II - собственно беломорская водная масса; III - трансформированная баренцевоморская водная масса.

водах моря, Воронке, Горле доминируют психрофилы (рис. 17), в заливах - мезофилы, причем количество их и темпы размножения практически одинаковы. В промежуточных и глубинных водах Белого моря время генерации психрофильных бактерий составляет в среднем 14 ч, в поверхностных водах - 17 ч. Мезофильные формы, наоборот, наибольшую активность проявляют в поверхностных водах, где их время генерации в среднем также равно 14 ч, в промежуточных и глубинных - 21 ч. В течение года на стационарной точке в Кандалакшском заливе наиболее обильный и активный сапрофитный бактериопланктон соответствует позднеосеннему периоду, когда водная толща в большей степени насыщена автохтонным и аллохтонным органическим веществом. Судя по числу сапрофитных бактерий и темпам их размножения, которые несколько выше здесь по сравнению с Баренцевым морем, процесс разложения мертвого органического вещества в Белом море протекает более быстро, благодаря чему создаются условия для весеннего развития фитопланктонных организмов.

В целом продукционно-деструкционную деятельность бактериопланктона Белого моря в формировании довольно высокого уровня биологической продуктивности этого водоема следует признать главенствующей. Действительно, фитопланктон здесь развивается в течение 6 месяцев, и очень редко в некоторых районах моря его биомасса достигает 10 г/м^3, чаще она равна нескольким сотням миллиграммов в 1 м^3 (цит. по: Зенкевич, 1963). Наибольшая биомасса зоопланктона концентри-

Таблица 10

Средние численность ($N \cdot 10^3$, кл/мл), биомасса (B, мг/м^3), время генерации (g, ч), суточная продукция (P, мг/м^3) и выедание микрозоопланктоном (W, %) бактериопланктона Кандалакшского залива (пролив Великая Салма) летом 1982 г.

Район моря	Состояние воды	Горизонты								
		150 мкм		0.5 м					придонный	
		N	B	N	B	g	P	W	N	B
Открытая часть	Прилив	1547	1016	685	450	36	235	40	1147	750
	Отлив	647	421	870	572	128	67	0	598	393
Среднее		1094	718	777	511	82	151	20	872	571
Прибрежная часть	Прилив	1168	875	854	631	59	375	41	882	580
	Отлив	1031	675	1052	652	67	275	22	799	528
Среднее		1100	775	953	641	63	325	31	840	554
Суточная станция	Прилив	989	650	646	424				669	439
	Отлив	723	475	1069	703				1779	574
Среднее		856	562	857	563				1224	506

руется в поверхностном 25-метровом слое (200 мг/м^3), на глубине 200–300 м она составляет 50 мг/м^3. Средняя весенняя биомасса для всего водоема равна 100 мг/м^3. В Онежском заливе средняя биомасса зоопланктона летом 1951 г. была 157, зимой – 11 мг/м^3. Биомасса же бактериопланктона Белого моря в течение года колеблется в пределах 50–100 мг/м^3 в открытых районах моря, в заливах – 300–1800 мг/м^3. Поскольку P/B-коэффициент бактериопланктона в среднем для года составляет 0,5, то это значит, что суточная продукция биомассы бактерий в 2 раза ниже вышеуказанных значений их биомассы. Но такой уровень суточной бактериальной продукции не только сопоставим с биомассой летних фито- и зоопланктона, а даже значительно перекрывает их в остальное время года. Примечательно, что такой же вывод в отношении ведущей роли бактериопланктона Белого моря был сделан и при использовании методов математического моделирования (Гайденок, 1985).

3.2. Бактериобентос

Сведения о количественном распределении и активности метаболизма бактериального населения донных отложений морей европейского Севера весьма ограничены, более эпизодичны и кратковременны по сравнению с данными по бактериопланктону этих водоемов, представленными в предыдущем разделе. Мы не затрагиваем вопросы встречаемости и распространения в грунтах северных морей представителей различных физиологических групп микроорганизмов. Основной нашей задачей, как и в отношении бактериопланктона, является анализ данных о количественном распределении бактериобентоса и сапрофитных бактерий для оценки вклада бактериального населения в продукцию и деструкцию органических веществ в донных осадках.

Исследования в этом направлении до 80-х годов были проведены только в двух морях – Баренцевом и Гренландском. С 1983 г. сотрудниками лаборатории микробиологии ММБИ продолжено изучение общего бактериобентоса и сапрофитных бактерий в этих водоемах и начато в Норвежском и Белом морях (табл. 11). В грунтах северной части Баренцева моря В.С. Буткевич в начале 30-х годов, ис-

Таблица 11

Плотность микроорганизмов (млн. кл./г сырого грунта) и количество сапрофитных бактерий (кл/г сырой массы) в поверхностных слоях грунта морей европейского Севера

Водоем	Плотность бактерий*	Источник	Количество сапрофитов**	Источник
Норвежское море				
у берега	400–5000	Собственные данные (1985 г.)	Мезофилы 100–10000	Собственные данные (1985 г.)
открытое	100–1000	Тот же	Мезофилы 10–1000	Тот же
Гренландское море, центр	100–4000	" "	Мезофилы 10–1000	Мишустина, Мицкевич, 1963
Баренцево море				
северная часть	83.4–569	Буткевич, 1932	Психрофилы 10–1000	Пе;егов, 1987
северо-западная часть	200–800	Матиашвили (личное сообщение)	Психрофилы 10–2000	Тот же
прибрежье	800–1000	Лимберг, 1941	Мезофилы 10–400	Пєсегов (личное сообщение)
	1000–5000	Собственные данные (1987 г.)	10–400	
Белое море				
открытая часть	100–3000	Тот же (1984 г.)	Психрофилы 10–1000	Собственные данные (1984 г.)
прибрежье	340–5000	Теплинская и др., 1987	Мезофилы 50–3000	Теплинская и др., 1987

* Прямой счет.
** Метод ультрафильтрации.

пользуя прямой счет, обнаружил десятки и сотни миллионов клеток, причем наибольшее их количество соответствовало поверхностному слою осадков, а на глубине 40 см бактерии отсутствовали. В составе бактериобентоса преобладали спороносные палочки, 70% из числа которых исследователь отнес, исходя из экспериментов по отношению микроорганизмов к температуре и солевому составу среды, к типично морским формам. В период исследований в Баренцевом море он выявил закономерное уменьшение количества бактерий в грунте с повышением широты, что объяснил более высокими значениями температуры в более южных широтах (Буткевич, 1932). Особый интерес представляют расчеты В.С. Буткевича, которые показали, что в грунтах Баренцева моря масса бактерий в 4-сантиметровом слое достигает 20 г на 1 $м^2$ и равна продукции бентоса на ту же площадь. В прибрежной зоне Баренцева моря Е.Л. Лимберг (1941) обнаружила общее количество бактерий, достигающее 200 млн. клеток на 1 г сухой массы грунта.

О мезофилах идет речь в данных о количестве гетеротрофных микроорганизмов в грунтах Гренландского моря (Мишустина, Мицкевич, 1963). Исследователями были отобраны пробы грунта на 10 станциях, расположенных в северной части моря под глубинами от 200 до 3300 м. В поверхностных слоях грунта, представленного глинистыми коричневыми илами с примесью фораминифер, количество сапрофитных бактерий составило 100–1000 клеток в 1 г сырого ила, причем на станции вблизи Гренландии (самой мелководной) такое количество их сохранялось до глубины грунта 66 см. Начиная с 85 до 186 см глубины жизнеспособных клеток исследователи не обнаружили.

Перейдем теперь к анализу исследований бактериобентоса морей европейского Севера, выполненных уже в последние несколько лет с помощью усовершенствованных методов прямого счета бактериальных клеток (эпифлюоресцентная микро-

скопия) и при учете двух экологических групп сапрофитных бактерий донных отложений – психрофилов и мезофилов, которые, подобно населению водной толщи северных морей, должны здесь присутствовать. Стабильность низких температур в грунтах в наибольшей степени определяет жизнедеятельность психрофилов (Лях, 1976). Было установлено, что во всех обследованных морях, как в прибрежье, так и открытых районах, в некоторых местах плотность и биомасса бактериобентоса в поверхностных слоях грунта на 2–3 порядка и более выше таковых микроорганизмов придонных слоев воды. Это же относится и к количеству сапрофитных бактерий. Более высокая концентрация микроорганизмов в поверхностном слое осадков по сравнению с водной толщей является общей закономерностью для всего Мирового океана и определяется более высоким содержанием в грунте органических веществ, образованным за счет так называемого „дождя трупов" и продуктов жизнедеятельности организмов бентоса. Известно, что количественные характеристики бактериобентоса в целом зависят от продуктивности вод и осадконакопления. Шельфовые зоны Норвежского, Баренцева и Белого морей наиболее продуктивны в высоких широтах и это находит свое отражение в самых высоких значениях плотности, биомассы микроорганизмов, числа сапрофитных бактерий в прибрежье этих водоемов. При удалении от берегов эти величины значительно снижаются, что тоже является общей закономерностью в распределении бактериобентоса Мирового океана.

Если проанализировать количественные характеристики бактериального населения в грунтах северных морей в соответствии с рельефом дна, то оказывается, что они более высоки в донных отложениях банок и возвышенностей по сравнению с равнинами и особенно желобами. Вместе с тем покров современных осадков, который определяется биопродуктивностью моря, в шельфовых желобах более мощный (0.3–0.6–2.0 м), чем на банках, представлен он фораминиферовыми осадками (цит. по: Матишов, 1984). По-видимому, для функционирования микроорганизмов имеет большее значение не толщина всего осадка, а только тот слой, в который постоянно поступает органическое вещество, быстро трансформируемое бактериями до простых соединений и элементов. Конечно же, этот слой со „свежим" легкодоступным органическим веществом в условиях лучшей аэрации, что очень важно при протекании окислительных бактериальных процессов, быстрее создается над банками и возвышенностями. Немаловажное значение при этом имеет и гранулометрический состав грунта.

Вертикальное распределение бактериобентоса северных морей подтверждает незначительную толщину этого слоя „свежей органики". Так, в грунтах желобов Баренцева моря жизнеспособные сапрофитные бактерии ниже 5 см глубины почти отсутствуют, в грунтах банок это наблюдается ниже 20 см глубины, на склонах банок и возвышенностей – ниже 30 см (Песегов, 1987). Особо следует подчеркнуть превалирующее значение в составе сапрофитного бактериобентоса аэробных психрофильных форм, что наглядно иллюстрирует рис. 18.

Для создания представления о вкладе биомассы бактериобентоса в общую массу зообентосных организмов морей европейского Севера и оценки тем самым его роли в функционировании экосистем бентали этих водоемов нами были выполнены некоторые расчеты подобно тому, как это было сделано в свое время В.С. Буткевичем (1932) для Баренцева моря. Следует подчеркнуть, что его расчеты для всего Баренцева моря оказались несколько завышенными, так как исследователь принимал средний объем клеток бактерий, обитающих в грунтах, равным 1 и 0.5 мкм^3. На самом же деле их значения в северных морях значительно ниже, зачастую даже ниже по сравнению с бактериопланктоном. Поэтому в своих расчетах мы используем следующие средние объемы клеток бактериобентоса (мкм^3): Норвежское море, недалеко от берега – 0.3, открытая часть – 0.2; Гренландское море – 0.2; Баренцево море, северная часть – 0.2, прибрежная зона – 0.3; Белое море, открытая часть – 0.18, прибрежье – 0.28. Отсюда с учетом средней плотности микроорганизмов (см. табл. 11) получаем для каждого из этих водоемов общую массу бактериобентоса в 4-сантиметровом слое грунта на

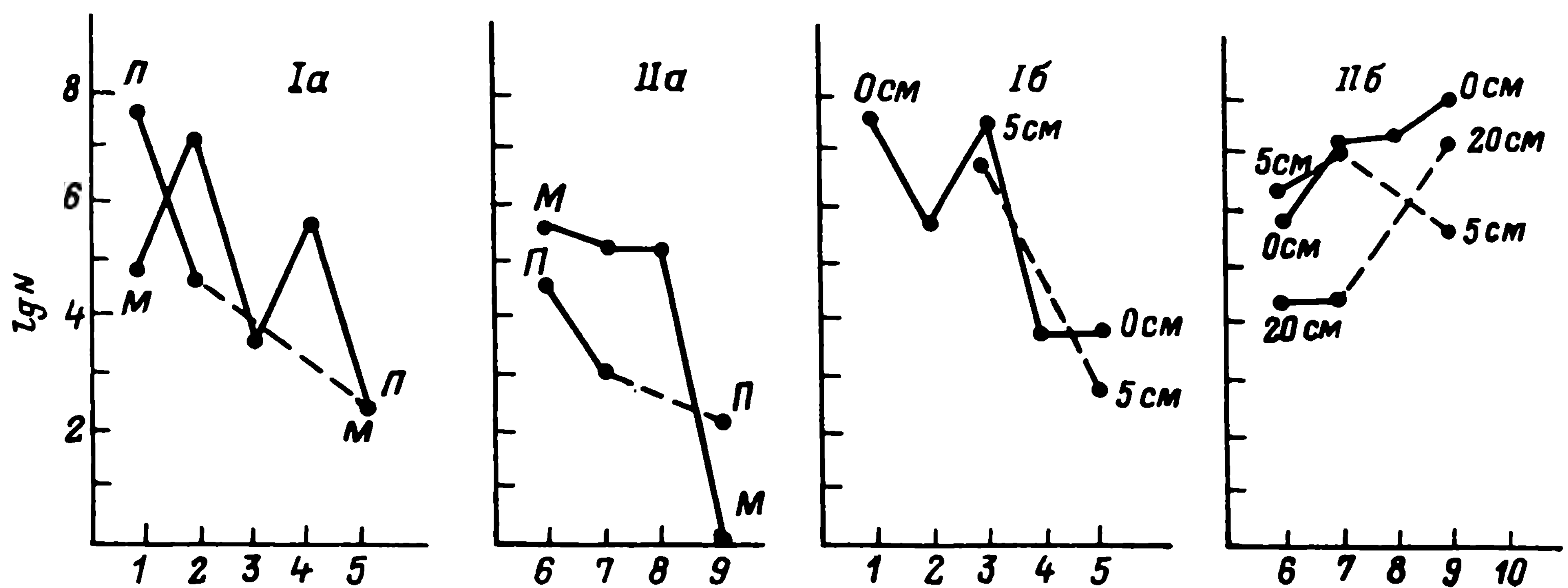


Рис. 18. Логарифм численности (кл/г сырого грунта) аэробных (а) психрофильных (П) и мезофильных (М) сапрофитных бактерий в поверхностном горизонте грунта и анаэробных (б) психрофильных сапрофитов слоев грунта 0, 5, 20 см в районе банок (I) и склонов (II) летом 1986 г.

1-5 – банки: Рыбачья, Фулей, Демидовская, Нордкинская, Финмаркинская; 6-9 – склоны банок; Мурманской, Нордкинской, Демидовской, Медвежинской.

1 м² соответственно в Норвежском море – от 1 до 50 г, Гренландском – 1-40 г, Баренцевом – 2-55 г, Белом – 1-50 г. Относительно Баренцева моря можно указать, что общая биомасса микроорганизмов в вышеуказанном слое грунта на 1 м² составляет в северной его части в среднем 6 г, центральной – 18 г, самой прибрежной зоне – 30 г, в среднем для моря она равна 16 г.

Особый интерес представляет сопоставление биомассы бактериобентоса с биомассой организмов бентали и правильнее это было бы сделать в отношении мейобентоса, а не макро-, поскольку трофическая значимость микроорганизмов, конечно же, выше у более мелких организмов. Опыты по изучению роли бактериального питания для донных фильтраторов тропического шельфа показали, что устрицы, полихеты, губки, асцидии способны нормально питаться бактериопланктоном при его естественной концентрации. Причем их рацион не ниже, чем при питании мелким фитопланктоном. К этому можно добавить, что при взмучивании осадков часть бактериобентоса поступает в придонную воду и обогащает ее полноценным бактериальным белком. Детритофаги же напрямую могут использовать в качестве пищевого субстрата клетки микроорганизмов, концентрация которых в поверхностных слоях грунта северных морей, как мы установили, очень высокая.

Не вдаваясь в микро- и макрораспределение различных биоценозов донной фауны и учитывая, что при ее более обильном количественном развитии бактерий в грунте также больше, рассмотрим только средние значения биомассы зообентосных организмов в северных морях. Л.А. Зенкевич (1963) приводит следующие данные. В северной части побережья Норвегии биомасса донной фауны насчитывает 300-500 г/м² и более. В Баренцевом море есть обширные области с небольшой биомассой – от 10 до 25 г/м², в центральной части моря она достигает 150 г/м², на мелководьях – 500 г/м² и выше (до 1 кг), а в среднем для всего моря она составляет 100 г/м². Средняя биомасса зообентоса всего Белого моря близка к 20 г/м², в заливах она значительно выше. Совершенно очевидно, что в Белом море биомассы бактериобентоса и зообентоса в среднем абсолютно сопоставимы. В Баренцевом и Норвежском морях средняя биомасса микроорганизмов уступает таковой донной фауны приблизительно в 2 раза, а в некоторых участках – более чем в 10 раз. Следовательно, вклад бактериобентоса в трофодинамику сообществ бентали этих водоемов очень велик, поскольку бактерии могут служить существенным дополнением к пищевому рациону зообентосных организмов.

5 Заказ 1642

В целом роль бактериобентоса в функционировании экосистем бентали высокоширотных морей весьма значительна, и этот факт следует учитывать в экологических исследованиях.

Таким образом, в первых двух разделах данной главы рассмотрена продукционно-деструкционная деятельность бактериальных ценозов планктона и бентоса морей европейского Севера, которой до настоящего времени уделялось недостаточное внимание. Литературные данные и материалы собственных наблюдений позволили оценить вклад продукции и биомассы микроорганизмов в суммарную продукцию и биомассу организмов пелагиали и бентали, определить тем самым роль бактериального населения в формировании высокого уровня биологической продуктивности Норвежского, Гренландского, Баренцева и Белого морей. Установлено, что даже в самом теплом из них – Норвежском, расположенном в умеренных широтах, где период вегетации фитопланктона наибольший, бактериопланктон создает за год в 5 раз больше органического вещества, чем фитопланктон, и на порядок больше по сравнению с растительноядным зоопланктоном. Средняя биомасса бактериобентоса здесь в 2 раза ниже, чем суммарная биомасса зообентосных организмов, но, причисленное к потенциальным потребителям бактериального белка, это отношение будет несомненно другим.

По мере уменьшения сроков вегетации фитопланктона в более высокоширотных морях, где влияние теплых атлантических вод сильно ослаблено, трофическая значимость бактериального населения водной толщи и донных отложений наиболее высока. Так, в Гренландском море за год продукция бактериальной биомассы в 10 раз выше, чем первичная продукция, Белом – еще больше. При этом биомасса бактериопланктона вполне сопоставима с таковой мезо- и макрозоопланктона и, конечно же, должна превышать таковую потенциальных потребителей бактерий – тонких фильтраторов. Биомасса бактериобентоса в этих водоемах практически сопоставима с суммарной биомассой донной фауны и даже выше в отдельных районах этих морей.

В Баренцевом море, очень своеобразном, наиболее полно изученном в микробиологическом отношении водоеме, нами установлена главенствующая трофическая значимость бактериопланктона в южных районах моря зимой, в северных – круглый год. Вклад бактериобентоса в трофодинамику сообществ бентали Баренцева моря можно оценить как существенное дополнение к пищевому рациону донной фауны, особенно в открытых районах.

Ранее для условий Баренцева моря нами была предложена схема основных трофических связей организмов пелагиали (Теплинская, 1985), которая в полной мере может быть отнесена и к остальным морям европейского Севера. Создание подобной схемы для организмов бентали требует еще дополнительных усилий. Изучение величин бактериальной продукции в воде и донных отложениях морей и океанов является на современном этапе океанологии вопросом первоочередной важности и требует проведения комплексных исследований и подходов.

3.3. Микроорганизмы на литорали Баренцева моря

В последние десятилетия активизировались микробиологические работы в прибрежной полосе моря. Исследуются влияния на микроорганизмы таких факторов, ка загрязнение берегов нефтью и промышленными стоками, а также влияние вредных веществ, выносимых реками и дренажными водами. При этом активно изучается процесс денитрификации и диссимиляционной редукции нитратов. Практически важное направление исследований на литорали связано с развитием марикультуры.

Литораль Дальне-Зеленецкой бухты Баренцева моря, которая служит местом постоянных наблюдений для специалистов Мурманского морского биологического института Кольского филиала АН СССР, представляет собой характерный для Вос

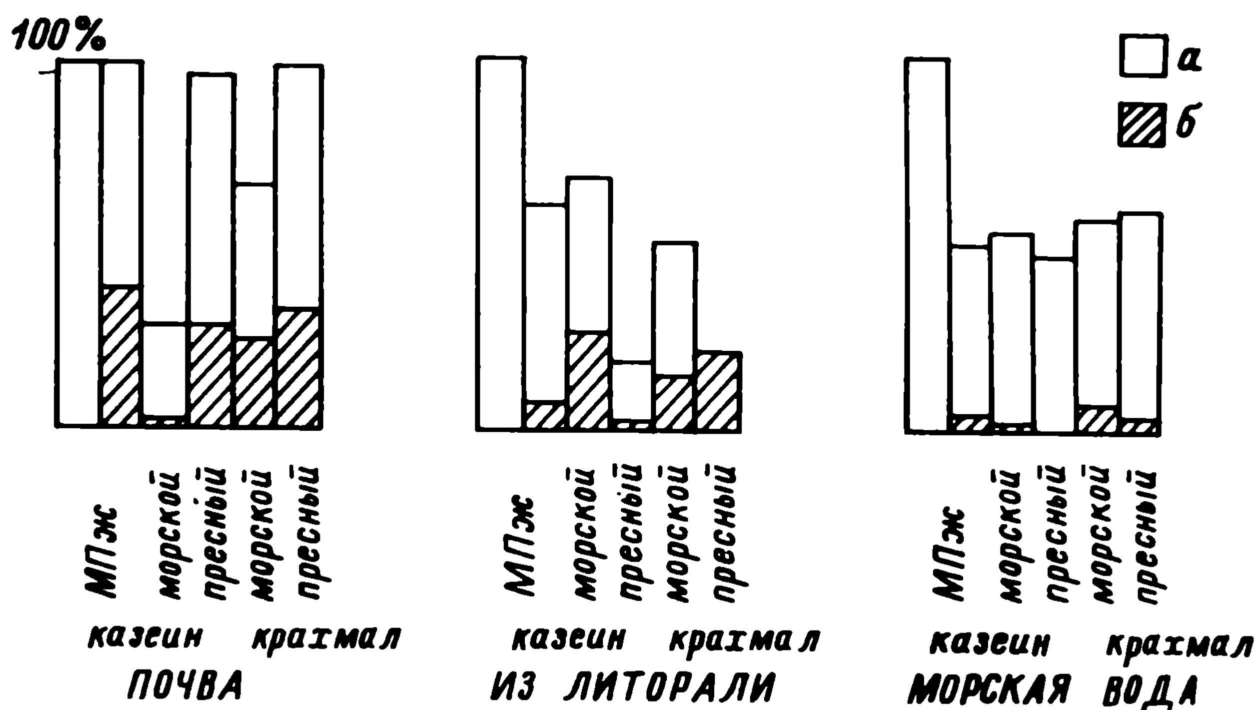


Рис. 19. Рост бактериальных клеток на питательных средах с различным органическим субстратом.

а – процент от числа исходных колоний, вырастающих на почвенном агаре или иловом агаре; б – процент микроорганизмов, способных гидролизировать предложенный субстрат. Микроорганизмы выделены из прибрежной почвы тундры, илов литоральной отмели и воды Баренцева моря на расстоянии 50 миль.

точного Мурмана пологий участок побережья. Здесь были выполнены первые в нашей стране работы микробиологов на литорали (Лимберг, 1941; Лимберг-Рубан, 1955; Никитина, 1955, 1958; Мишустина, 1976, и др.). В осадках прибрежной зоны Баренцева моря изучался процесс сульфатредукции (Иванов, Рыжова, 1960).

На Дальнем Пляже – литоральном полигоне в Дальне-Зеленецкой бухте – средняя часть илисто-песчаной отмели занята поселением пескожилов Arenicola marina, ниже располагаются сообщества детритофагов Peloscolex benedeni, Polydora quadrilobata и сестонофага Fabricia sabella (Стрельцов и др., 1974). В связи с особенностями питания этих животных встает вопрос о возможности ферментативного разложения остатков водорослей-макрофитов в их кишечнике. Известно, что талломы водорослей более чем на 70% состоят из полисахаридов, а большинство исследованных беспозвоночных не обладают соответствующими гидролитическими ферментами. В связи с этим бактериям приписывается главная роль в гидролизе полисахаридов (Fenshel, Jorgensen, 1977).

Наши данные свидетельствуют о том, что основная масса бактерий, сопутствующих беспозвоночным животным литоральной отмели, а именно A. marina и F. sabella, хорошо усваивает белки и их дериваты (Мишустина, 1976). Метод реплик, предложенный Ледербергом и примененный нами для определения ферментативной активности бактерий (Мишустина, 1976), при относительно небольших затратах времени и материала позволил на примере сотен колоний выявить биохимическую активность бактерий, извлеченных из илов литорали. Для сравнения взяты микроорганизмы почвы и открытых районов моря (в 50 милях от берега). На рис. 19 представлены данные, полученные этим методом и свидетельствующие о том, какой процент колоний, исследованных в июле (1973 г.), вырастал на использованной среде и сколько из них обладало гидролитическими ферментами к данному субстрату. Установлено, что более 50% бактерий из илов литоральной отмели вырастает на среде с морской водой и белковым субстратом, 1/3 бактерий обладает протеазами, дающими зоны гидролиза казеина вокруг колоний, и меньшее число бактерий может использовать полисахарид крахмала и гидролизовать его. Бактериальное население илов литоральной отмели отличается по своим физиолого-биохимическим свойствам от бактерий почвы тем, что предпочитает белковый питательный субстрат и морскую среду для роста.

Микроорганизмы альгосферы и альгопланы

По аналогии с представлениями, сложившимися в почвенной микробиологии о ризосфере и ризоплане, в которых отмечается повышенное содержание микроорганизмов, принимающих непосредственное участие в питании и жизни высшего расте-

Т а б л и ц а 12

Численность гетеротрофных микроорганизмов в альгосфере водорослей-макрофитов Баренцева моря (клетки/л г сырой массы)

Растение	Иловый агар	
	Температура выращивания	
	4 °С	16 °С
Enteromorpha sp.	$8.3x10^5$	$1.9x10^5$
Monostroma grevillei	$2.4x10^5$	$1.8x10^5$
Acrosiphonia sp.	$3.0x10^5$	$2.6x10^5$
Ulvaria bryttii	$1.4x10^5$	$1.4x10^5$
Fucus distichus	$1.2x10^5$	$1.8x10^5$
F. vesiculosus	$6.5x10^5$	$1.7x10^5$
F. serratus	$6.5x10^4$	$5.4x10^4$
F. spiralis	$1.5x10^5$	$1.4x10^5$
Alaria esculenta	$6.5x10^5$	$2.3x10^5$
Laminaria saccharina	$1.0x10^5$	$1.0x10^5$
L. digitata	$1.6x10^5$	$1.4x10^5$
Chorda filum	$1.4x10^5$	$1.2x10^5$
Ascophyllum nodosum	$1.4x10^5$	$1.4x10^4$
Ectocarpus confervoides	$2.4x10^5$	$2.0x10^5$
Desmarestia aculeata	$1.9x10^5$	$2.1x10^5$
Halosaccion ramentaceum	$5.0x10^5$	$1.8x10^5$
Rhodymenia palmata	$6.0x10^5$	$4.9x10^5$
Ptilota pectinata	$3.0\ 10^5$	$2.9x10^5$
Polysiphonia urceolata	$1.4x10^5$	$1.6x10^5$
Polysiphonia sp.	$2.4x10^5$	$3.4x10^5$

ния, мы предложили термины альгосфера и альгоплана для мест наибо вития микроорганизмов, связанных в своей жизнедеятельности с водор рофитами.

Микроорганизмы альгопланы тесно связаны с тканью таллома и ются водой, тогда как из альгосферы они могут быть удалены при мн споласкивании таллома водой. Нами исследования в Баренцевом и Япо показали, что в альгоплане большинство изученных водорослей на пор бактериальных клеток, чем в альгосфере. Эти тесно связанные с клет росли бактерии могут быть выделены после растирания и мацерации к росли.

Таблица 13*

Численность сапрофитных бактерий (вырастающих на среде Эшби с 10%-ным отваром из ламинарии) на разных частях таллома (число клеток х 10^3/г сырой биомассы водоросли)

Участок таллома	15 VII 1985	11 II 1986	14 VII 1986	14 X 1986	21 XII 1986	11 II 1987
Верхний	111.5	21.75	356.8	24.4	3.53	5.73
Средний	1.3	8.6	20.5	1.2	0	0.93
Нижний	-	0.5	7.5	0	0	0.54

* Данные М.И. Москвиной.

Внимание к тому, что на водорослях-макрофитах оседает значительное количество бактерий, было обращено достаточно давно (Лимберг, 1941). Вместе с тем вопрос об участии микроорганизмов в жизнедеятельности водоросли остается пока мало изученным.

Сканирование влажных живых объектов в электронном микроскопе (Спивак и др., 1977; Мишустина и др., 1980) позволило установить, что на поверхности бурой водоросли встречаются бактериальные клетки, имеющие размеры 1-1.5 х х 0.5 мкм. Они соединены тяжами и лежат на расстоянии около 0.2 мкм друг от друга. Клетки образуют как бы сеть на поверхности водоросли, но не плотные колонии, как на питательных средах или мертвых остатках. Помимо этого часть клеток крепится к поверхности водоросли одним концом, большей частью своей поверхности оставаясь либо в воде, либо, во время отлива, на воздухе, но во влажной слизистой оболочке растения. Часть представителей таких клеток по морфологии сходна с видом Leucothrix mucor. Использование микроскопа JSM-840 (разрешение 10 мкм и более), снабженного спектрометрами EDS и WDS, позволило провести анализ элементного состава исследуемых объектов.

Анализ элементного состава свидетельствует о повышенном содержании (в атом-процентах) фосфора и кальция, а также натрия, в аморфном осадке на поверхности бурой водоросли по сравнению, например, с панцирем диатомеи на поверхности зеленой водоросли.

Элементы	Аморфный осадок на бурой водоросли	Панцирь диатомеи
Na	76.117	62.386
Si	0	9.643
P	7.506	0
Ca	3.349	0.323

Возможно, на поверхности бурой водоросли оседает осадок $CaHPO_4$, нерастворимый в морской воде. Повышение содержания фосфора может быть связано с метаболизмом как самой водоросли, так и микроорганизмов, поселяющихся на ней. На поверхности красной водоросли также отмечалось повышенное содержание фосфора и, кроме того, натрия и калия.

На зеленой водоросли обнаружены большие скопления клеток бактерий палочковидной, кокковидной и изогнутой формы и остатки диатомовых микроводорослей, а также тонкие нити диаметром около 100 нм, возможно, микоплазменной природы. На поверхности этой водоросли рядом с панцирем диатомеи увеличено содержание кремния.

Сапрофитные микроорганизмы альгосферы. Для определения сапрофитных микроорганизмов в смывах с талломов различных водорослей был использован традиционный метод посева на питательные среды. В табл. 12 приведен список водорослей, с которых был сделан посев на питательные среды – иловый агар и рыбопентонный бульон (РБП), разведенный в 5 раз стерильной морской водой. Первые четыре вида – зеленые водоросли, собранные на банке в Дальне-Зеленецкой бухте. За ними следуют 11 наиболее массовых видов бурых водорослей Баренцева моря. Завершают список 5 видов красных водорослей.

На иловом агаре вырастает 1.0–8.3 x 10^5 бактериальных колоний на 1 г сырой массы водоросли независимо от ее вида. Лишь в трех случаях из 40 отмечено на порядок меньше сапрофитных бактерий. При пересчете на 1 $см^2$ таллома водоросли количество клеток бактерий составляет от 100 до 1000. Это на 1–2 порядка больше по сравнению с данными, полученными, как и в нашем случае, в августе, для ламинарий из сублиторали Новой Шотландии (Laucock, 1974). Создается впечатление, что численность сапрофитных микроорганизмов в альгосфере определяется не столько видовой принадлежностью водоросли, сколько количеством таковых в воде, ее окружающей. Хотя численность бактериального населения среди зарослей разных видов водорослей оказалась сходной, на 7 видах бурых водорослей количество агаролитических бактерий составило до 12% от общего числа бактериальных колоний, а из 5 видов красных водорослей они были обнаружены лишь на двух, и число их колоний не превышало 4%.

Культивирование бактерий при разной температуре показало, что в 11 случаях из 20 при 4 °C вырастало несколько больше колоний, чем при 16 °C. Кроме того, выяснилось, что бактериальные культуры лучше сохраняются при низкой температуре, и даже кратковременное их содержание при комнатной температуре приводит к массовой гибели колоний и потере штаммов.

Посевы смывов с водорослей-макрофитов в разные сезоны года показали, что количество сапрофитных бактерий на талломах существенно меняется от зимы к лету и от года к году, но характер этих изменений определяется фотосинтетической активностью водоросли: летом численность сапрофитных бактерий приблизительно на порядок больше, чем зимой (табл. 13). Помимо этого, количество бактерий неодинаково в разных частях таллома, например, ламинарии, взятой с плантации. Наименьшая численность их наблюдается в зоне интеркалярного роста и около нее, наибольшая – в апикальной части. Это различие прослеживается во все времена года.

Причина различий в количестве бактериальных клеток на поверхности водоросли кроется в ее физиологическом состоянии. С одной стороны, активный фотосинтез летом приводит к большему обрастанию поверхности водоросли, с другой – в зоне наиболее интенсивного роста водоросли, возможно, выделяется много фенольных соединений (Ерохин, 1972), препятствующих развитию микроорганизмов.

Из 196 штаммов бактерий, выделенных с макрофитов Баренцева моря, 109 было отнесено к роду Planococcus. Они представляли собой достаточно однородную по морфологическим и культуральным признакам группу, плохо растущую в лабораторных условиях. Виды этого рода не проявляют или проявляют слабую гидролитическую активность в отношении белков, казеина и желатины, не сбраживают большинство испытанных сахаров. 19 штаммов определены как представители рода Erwinia, однако окончательный вывод затрудняется неясным систематическим положением этого рода.

Некоторые особенности газового обмена в альгосфере. Присутствие живых клеток микроорганизмов на поверхности талломов водорослей, несомненно, влияет на процессы, связанные с кислородным обменом, образованием CO_2 и фиксацией атмосферного азота. В задачу наших исследований, проведенных летом 1985 г., входило определение газового режима в воде, омывающей водоросль, в непосредственной близости от ее поверхности и на разном расстоянии от зоны интеркалярного роста. Для исследования была отобрана ламинария из верхней сублиторали.

Т а б л и ц а 14

Концентрация газов в пробах воздуха и воды Дальне-Зеленецкой бухты Баренцева моря

Проба	σP_{O_2}	P_{CO_2}	CO_2, % по объему воздуха
У основания ламинарии 1	0.049	6.0×10^{-4}	0.06
середина таллома	0.023	6.9×10^{-4}	0.069
апикальная часть таллома	0.262	1.2×10^{-4}	0.012
У основания ламинарии 2	-0.007	7.9×10^{-4}	0.079
середина таллома	-0.353	1.97×10^{-3}	0.197
Вода приливной волны	0.269	1.4×10^{-4}	0.014
Вода отливной волны	-0.038	9.0×10^{-4}	0.09
Воздух над сопкой	0.001	3.0×10^{-4}	0.03

П р и м е ч а н и е. P_{O_2} – отклонение объемной концентрации кислорода в пробе от объемной концентрации кислорода в стандарте, для которого она была принята равной 0.209 ($P_{O_2} = 0.209\,(1+\sigma P_{O_2})$). Отбор проб и измерения на масс-спектрометре проведены Ю.М. Миллером.

Анализ O_2, CO_2, N_2 проводился на масс-спектрометре типа МИ-1201. Так как ожидались небольшие разбросы содержания определяемых компонентов, то при правильном выборе стандарта, с которым можно было бы сравнивать пробы, появлялась возможность рассчитывать на высокую точность количественного анализа – отклонения не более 0.5% (Носик, 1980). Таким стандартом был выбран воздух лаборатории. При определении концентрации CO_2 использовался чистый баллонный газ. Принималось, что в случае отклонения содержания какого-либо компонента газа от стандарта можно считать содержание растворенного компонента пропорциональным этому отклонению в соответствии с законом Генри (равновесное количество растворенного газа прямо поропорционально его давлению над жидкостью).

Пробы для анализа отбирались в августе, когда фотосинтез наиболее интенсивен, в безоблачный день при температуре воздуха 15° и воды 7 °С, во время начавшегося отлива. Размеры первой водоросли (1), более молодой – около 1 м длины и 15 см ширины, другой (2) – 1.5 м длины и около 17 см ширины.

Результаты измерения кислорода и углекислоты представлены в табл. 14. Измеренные концентрации азота во всех случаях не выходили за пределы отклонения в 0.5% от стандарта, т.е. находились в пределах точности измерений. Это объясняется, по-видимому, тем, что физико-химические и биохимические процессы, связанные с N_2, относительно мало интенсивны и при условиях данного опыта не могли быть выявлены.

Содержание кислорода и двуокиси углерода в пробах заметно различаются. Проведенные статистические расчеты показывают, что коэффициент корреляции величин P_{CO_2} и σP_{O_2}, приведенных в таблице, равен -0.96. Очевидно, что эти величины являются функционально взаимосвязанными характеристиками физиолого-биохимической активности таллома и населяющих его микроорганизмов. Количество O_2 с одной стороны характеризует процесс фотосинтеза, с другой – потребление O_2 на дыхание водоросли и гетеротрофных микроорганизмов. Величина CO_2 свидетельствует в первую очередь об интенсивности процесса дыхания. Из полу-

Таблица 15*

Нитрогеназная активность разных участков талломов (1–5) ламинарии сахаристой, нмоль $C_2H_4 \cdot 10^3/(см^{-2} \cdot сут^{-1})$

Участок пластины	1	2	3	4	5
Верхний	1.54±0.32	0.91±0.26	0.9±0.07	1.06±0.56	1.02±0.09
Средний	3.44±0.89	2.27±1.01	1.05±0.49	2.04±0.37	3.07±0.43
Нижний	4.9±0.96	6.93±3.43	4.53±0.73	2.02±1.23	10.22±1.23

* Данные М.И. Москвиной.

ченных данных можно сделать вывод о том, что процесс дыхания, осуществляемый бактериями, коррелирует с процессом фотосинтеза, осуществляемого водорослью, и находятся они в обратной зависимости, т.е. чем больше выделяется кислорода, тем меньше отмечается образование CO_2. Наибольшее количество бактерий отмечалось на талломах старых водорослей, и, как следует из данных табл. 14, вода над второй, старой ламинарией содержит максимальное количество CO_2, превышающее в 2.5–6 раз его количество в воздухе над сопкой, в котором содержится обычное для атмосферы количество этого газа. Кислород же в воде над этой водорослью находится в минимуме. Наиболее обогащена кислородом вода приливной волны. После пребывания на литорали вода обогащается CO_2 более чем в 6 раз по отношению к приливной воде и теряет кислород. Это обогащение двуокисью углерода есть следствие прохождения не только над осадками литоральной отмели, населенной гетеротрофными животными и микроорганизмами, но и прохождения через заросли макрофитов. Лишь над апикальной частью таллома ламинарии отмечается большое количество кислорода. Однако это может быть следствием не только и не столько фотосинтетической активности водоросли-макрофита, но и микроводорослей, поселяющихся в большом количестве в этой части таллома. Об этом свидетельствуют данные люминесцентной микроскопии срезов с поверхности таллома. На апикальной части ламинарии отмечалось большое количество клеток микроводорослей. Таким образом, суммарный эффект образования кислорода и CO_2 есть результат метаболитической активности не только самой водоросли, но и сложного сообщества, связанного с ней.

В связи с образованием кислорода и CO_2 представляет интерес процесс азотфиксации, осуществляемый бактериями, населяющими водоросль. При изучении азотфиксирующей способности чистых культур синезеленых (Stewart, 1980; Perl et al., 1981) и клубеньковых бактерий (Shaw, 1986) было показано, что высокое содержание кислорода в среде подавляет нитрогеназную систему бактерий, ответственную за азотфиксацию. Этот процесс был исследован нами с учетом различий участков таллома водоросли в отношении обрастания их бактериями и выделением O_2. Было показано, что в августе процесс азотфиксации более интенсивно идет на участках, близких к зоне интеркалярного роста (табл. 15). Определение азотфиксирующей способности бактерий проводилось ацетиленовым методом путем экспозиции кусочков таллома с бактериями в стерильной морской воде, насыщенной ацетиленом.

Разложение водорослей-макрофитов на литорали, в воде и почве

Разложение водорослей-макрофитов, являющихся основными первичными продуцентами органического вещества на литорали, идет в основном при участии микроорганизмов. Наши исследования по определению в тканях талломов макрофитов ферментов, способных гидролизовать полисахариды, агар-агар, ламинарин, целлюлозу,

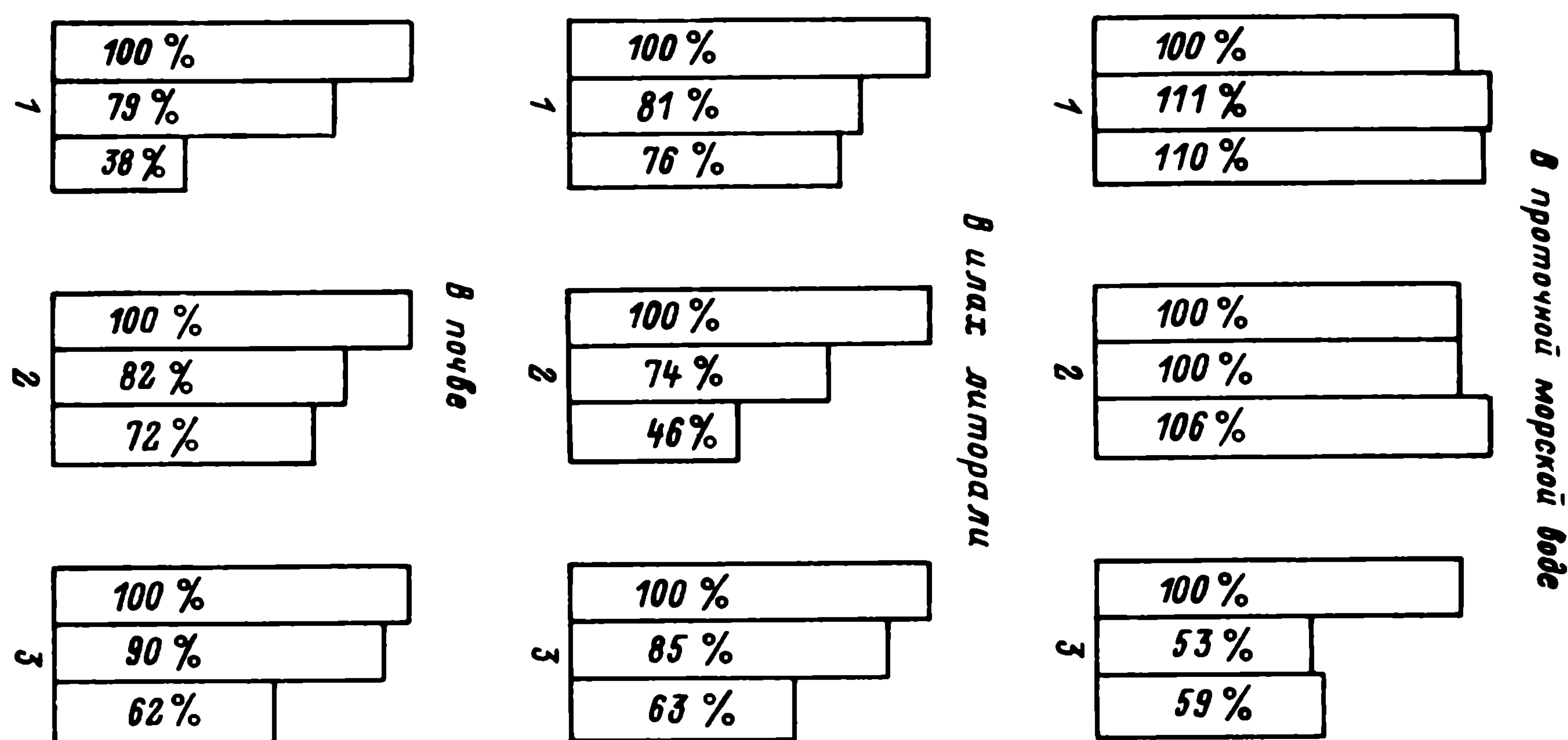


Рис. 20. Разложения водорослей-макрофитов в различных условиях.

1 - зеленая водоросль Enteromorpha; 2 - красная водоросль Halosaccion ramentaceum; 3 - бурая водоросль Fucus vesiculosus.

крахмал, карагинан и лауран, привели к заключению о том, что за счет ферментных систем самих водорослей гидролиз полисахаридов либо не идет, либо идет слабо. В опытах было изучено 14 бурых, 2 зеленые, 3 красные водоросли. Слабая агаролитическая активность была отмечена у пяти из исследованных макрофитов, у 12 из 19 водорослей в мацерате талломов был обнаружен гидролиз целлюлозы. Ламинарин, карагинан и крахмал, взятые в качестве субстрата, оставались без изменения при добавлении к ним мацерата водорослевой ткани. Использовался метод определения с динитросалициловой кислотой.

Для изучения процессов микробного разложения талломов макрофитов в различных условиях был поставлен эксперимент с талломами зеленой водоросли Enteromorpha, бурой Fucus vesiculosus и красной Halosaccion ramentaceum. Свежесрезанные водоросли помещались в мешочки из газа с размером ячеек 60x60 мкм. Мешочки распределялись в аквариальной, где они находились в постоянном токе морской воды (скорость протока 6 л/ч), на литорали, где они закладывались на глубину 3-5 см, и в почве, где они также помещались в гумусовый горизонт. Через день, на 7-й и 21-й день вынималась серия мешочков из вышеперечисленных мест и определялся сухой вес массы водорослей, содержание в этой массе углерода и азота и количество бактерий методом посева на иловый агар и РПА. Результаты опыта представлены на рис. 20. Они свидетельствуют о том, что в зависимости от вида водоросли и принадлежности ее к зеленым, бурым или красным водорослям разложение ее таллома идет по-разному в условиях проточной морской воды, литорали и почвы.

Бурая водоросль Fucus vesiculosus, имеющая толстый таллом, покрытый слизистым налетом, теряет почти 50% начального веса за первые 7 дней в условиях постоянного протока. Эти потери происходят за счет механического вымывания слизи и соединительных тканей, и таллом выглядит не сплошным, а состоящим из отдельных рядов клеток. При этом не происходит значительного увеличения бактериальных клеток. В илах литорали бурая водоросль за 7 дней теряет 15% первоначального веса. Численность бактерий при этом возрастает незначительно. В почве, несмотря на малые изменения веса таллома, к 7-му дню количество бактерий возрастает на два порядка величин. К 21-му дню потери веса в почве, на литорали и в акваториальной уравниваются.

Зеленая водоросль Enteromorpha теряет наибольший процент массы в почве, 15% на 7-е сутки и 61% - на 21-е. На поверхности водоросли в почве развиваются скопления бактерий и вокруг водоросли наблюдается обилие простей-

ших. К 21-му дню водоросль обрастает грибными гифами и бактериями, при этом страдают перегородки клеток. На литорали разложение водоросли идет иначе. Водоросль резко пахнет сероводородом, контуры клеток и нити самой водоросли сохраняются, но содержимое клеток претерпевает значительные изменения. Хлорофилл скапливается в виде пристеночного зеленого пятна в углу клетки. Содержимое клеток собирается в виде гранул, резко преломляющих свет, и бактерии проникают внутрь клеток. Подобные изменения на 7-й день видны в крайних рядах клеток, а к 21-му дню наблюдаются во всем талломе. В аквариальной, при постоянном токе воды, не наблюдается потери массы у этой водоросли. Напротив, отмечается даже некоторое ее увеличение. Однако водоросль сильно изменяется. Содержимое ее клеток собирается в гранулы. Зеленое пятно с хлорофиллом занимает около половины пространства клетки, но стенки клеток остаются без изменения и форма нитей сохраняется. На поверхности водоросли скоплениями собираются бактериальные клетки и развивается масса простейших. За счет этого и минерализации органического вещества, вероятно, и происходит увеличение веса таллома. Подобное предположение подтверждается тем, что в талломе возрастает содержание азота.

Красная водоросль H. ramentaceum, в противоположность зеленой и бурой, наибольшие потери несет в илах литорали. На 7-й день теряется 25, на 21-й - 50% от начального веса водоросли на литоральной отмели. Несколько меньшие потери (до 28% к 21-му дню) наблюдаются при помещении водоросли в почву. В аквариальной,так же как в случае зеленой водоросли,происходит некоторое увеличение массы. Это увеличение связывается нами с тем, что клеточные стенки водоросли долго сохраняются в условиях протока, и внутри клеток развивается множество бактерий и простейших. Микроскопия водоросли, находившейся в аквариальной, показывает, что на поверхности водоросли на 7-е сутки виден „частокол" прикрепившихся одним концом к водоросли палочковидных бактериальных клеток. На 21-е сутки на водоросли и в полости клеток - масса бактерий и простейших. Относительное содержание азота в навеске таллома увеличивается. В илах литорали ткани водоросли подвергаются сильной деструкции и теряют пигмент. При этом увеличивается количество бактерий: палочковидные, спирилловидные, подвижные и неподвижные, а также нитевидные формы. Через 3 нед в илах литорали таллом полностью разрушается. Численность клеток, растущих на иловом агаре, возрастает на 2 порядка. Бактерий, растущих на РПА, меньше, но относительное число их увеличено по сравнению с начальным посевом. В почве, так же как в случае бурой и зеленой водоросли, на талломе багрянки развивается масса грибного мицелия и бактерий.

Таким образом, эксперимент по разложению водорослей-макрофитов в условиях постоянного протока морской воды, в илах литорали и в прибрежной почве показал, что микроорганизмы активно участвуют в разложении талломов водорослей, но это участие проявляется по-разному в зависимости от среды, где идет разложение. В аквариальной при постоянном протоке развитие бактерий идет за счет внутреннего содержимого клеток без значительного нарушения клеточных стенок растения. Это приводит в случае зеленой и красной водорослей к обильному развитию простейших. В результате при анализе $C_{орг}$ и $N_{орг}$ в талломе наблюдается относительное увеличение азотсодержащих веществ при общем уменьшении углеродсодержащих веществ. В почве наряду с бактериями и простейшими на первых этапах разложения начинают развиваться грибы, которые на последних этапах разложения занимают ведущее положение. Наличие грибного мицелия на талломе водорослей приводит к тому, что данные анализа $C_{орг}$ и $N_{орг}$ не могут дать правильного представления о ходе разложения органических веществ самой водоросли.

Различный ход разложения водорослей-макрофитов, принадлежащих к разным систематическим группам, в выбранных условиях находит объяснение в химическом составе водорослей. Зеленая водоросль, содержащая полисахариды, целлюлозу и

крахмал, близкие наземной растительности, быстрее всего разлагаются в почве. Красная водоросль, содержащая как один из основных компонентов агар-агар, лучше разлагается в илах литорали, т.е. в условиях моря и при участии морской микрофлоры. Бурая водоросль, содержащая значительные количества слизи и полисахаридов на поверхности таллома и обладающая бактерицидными свойствами, теряет вес при механическом смывании этой слизи в протоке морской воды.

Разложение выбросов водорослей было исследовано также у верхней границы литорали Восточного Мурмана. На трех участках было собрано по 3 кг выбросов водорослей и определена их видовая принадлежность. В защищенных бухтах основную массу выбросов представляли Fucus vesiculosus и F. cerratus. Ближе к открытому морю на первое место выходили Laminaria saccharina и L. digitata.

Весь сбор выбросов был представлен следующими водорослями (%):

Laminaria saccarina, L. digitata	— 51.5
Fucus vesiculosus	— 22.9
Alaria sp.	— 13.4
Fucus cerratus	— 6.7
Ascophyllum nodosum	— 3.8

Rhodymenia palmata, Odontalia dentata, Chordaria sp., Halosaccion andosaceum составляли доли процента от всего сбора.

Собранные водоросли помещались в стерильные колбы, присоединявшиеся к газометру, и каждые 2 дня проводился замер образующейся углекислоты и микроскопия таллома водоросли. Образование углекислоты при разложении водоросли L. saccharina связано с началом развития мицелия грибов на 20-й день. При развитии бактерий выделение CO_2 за 2 суток не превышало 1 мг газа. Сухой вес водоросли за 60 дней опыта уменьшался с 4 г до 1 г 200 мг. К 60-му дню отмечена деструкция мицелия гриба. Сходный процесс разложения таллома наблюдался в опыте с Rh. palmata. На фукусе и L. digitata грибы не развивались в условиях изоляции таллома в стериальной колбе.

Опыт с выбросами водорослей подтвердил большое участие микроскопических грибов в разложении водорослей-макрофитов в условиях суши. Значительное количество спор грибов на выбросах может служить пищей для беспозвоночных животных литорали. Подтверждение этому мы находим при исследовании поверхности литоральных луж в поселениях пескожилов. В этом проявляется влияние микроорганизмов почвы на жизнь верхних отделов шельфа моря.

* * *

Микробиологические исследования на литоральной отмели Дальне-Зеленецкой бухты Баренцева моря показали, что микроорганизмы, особенно бактерии, входят в состав морских биогеоценозов наряду с водорослями и беспозвоночными животными. Их численность на 3-4 порядка превышает численность беспозвоночных, а биомасса сопоставима с биомассой последних. При этом основную группу микроорганизмов представляют гетеротрофные бактерии. Принято считать, что эти микроорганизмы составляют лишь тысячные доли от количества клеток, учитываемых прямыми методами. Проведенные нами исследования показали, что эти представления в случае микробного населения литорали требуют существенной корректировки. В поселениях животных численность бактерий, хорошо растущих на мясо-пептонном бульоне, разбавленном в 5 раз морской водой, равна числу клеток, учитываемых прямыми методами.

При обследовании поверхности водорослей-макрофитов как в сканирующем микроскопе, так и путем посева на питательные среды смывов с водорослей и растертых талломов, было выявлено большое количество бактериальных клеток,

что позволяет говорить о формировании на макрофитах альгосферы и альгопланы. Однако микроорганизмы не равномерно заселяют таллом водоросли. Их численность увеличивается по мере старения таллома. При этом меняется состав бактерий и их функции. Как показано на примере бурой водоросли ламинарии сахаристой, у основания ее таллома наблюдается активная азотфиксация, свойственная определенной группе бактерий. На апикальной части таллома отмечена большая численность микроводорослей, в том числе, вероятно, сине-зеленых. Измерение газового состава воды в непосредственной близости от водоросли свидетельствует о тесной связи процесса фотосинтеза и минерализации органического вещества бактериями и образовании при этом CO_2. Анализ газов в морской воде, выполненный с использованием масс-спектрометрической техники, показал, что приливная вода обогащена кислородом. После прохождения литоральной отмели она обогащается углекислым газом и теряет значительное количество кислорода. Роль бактерий в этом процессе ведущая, поскольку их биохимическая активность превышает активность более крупных организмов.

Микроорганизмы участвуют в разложении отмерших макрофитов, поскольку обладают широким набором ферментов, в том числе гидролизующих полисахариды. Однако скорость разложения водорослей зависит от их биохимического состава. Зеленые водоросли, содержащие в большом количестве целлюлозу, скорее разлагаются в почве, где микроорганизмы больше приспособлены к этому субстрату, обычному для сухопутных растений. Красные и бурые водоросли быстрее разлагаются в илах литорали. Эти водоросли при наличии слизистого покрова теряют значительное количество органического вещества в результате механического вымывания его в токе морской воды. На выбросах водорослей после периода их бактериального разложения, через 2–3 недели начинают развиваться микроскопические грибы. Споры их в большом количестве попадают с ветром и водой на литораль и могут использоваться в пищу животными.

Известные к настоящему времени данные о деятельности микроорганизмов на литоральной отмели свидетельствуют о том, что бактерии, грибы, микроводоросли и простейшие представляют существенный компонент литоральных биоценозов, играющий большую роль в биогеохимических процессах, и недоучитывать это нельзя при изучении жизни моря.

Глава 4

ЭКОСИСТЕМЫ ФРОНТАЛЬНЫХ ЗОН И МОРСКИХ ДРЕЙФУЮЩИХ ЛЬДОВ

В настоящее время общепризнано, что различные пограничные области в океане являются местами повышенной трансформации вещества и энергии. При этом наиболее крупными и заметными пограничными областями, видимо, следует считать зону литорали, придонные слои водной толщи, различные гидрологические фронты и кромку льда. Из всех перечисленных динамически активных зон сравнительно неплохо изучена литораль. Однако все исследования проводились и проводятся в плане изучения видового состава, распределения отдельных видов и сообществ, реже выполняются работы, имеющие целью познание механизмов функционирования сообществ, населяющих этот специфический биотоп. В последнее время появились работы, рассматривающие специфические особенности литорали как энергоактивной зоны, однако такие исследования еще малочисленны и проводятся в основном в эстуарии залива Св. Лаврентия (Legendre, Demers, 1985; Lamontagne et al., 1986). Придонные слои водной толщи изучены очень неполно, в основном вследствие технических трудностей получения корректных данных. На границе морская вода-дно идут активные биологические, биогеохимические и геологические процессы. Биомасса зообентоса, например в Баренцевом море, не уступает таковой зоопланктона, что свидетельствует о высоком уровне биологической активности поверхности морского дна. С другой стороны, процессы, обусловливающие взаимосвязь сообществ пелагиали и бентали, которые протекают в зоне контакта этих сообществ, нам еще предстоит узнать. В этом направлении сделаны пока лишь первые шаги (Emerson et al., 1986; Noji et al., 1986). В Баренцевом море - водоеме, в котором биомассы зоопланктона и зообентоса достигают значительных величин, изучение данной пограничной области представляет собой важнейшую задачу, имеющую и теоретическое и практическое значение. Однако приходится констатировать, что эта проблема до сих пор остается еще в тени. Имеется лишь попытка сравнительного анализа распределения областей, богатых жизнью в толще воды и на дне, показавшая их пространственную сопряженность (Милославская, 1961).

Баренцево море отличается сложным гидрологическим режимом, вследствие чего в этом водоеме имеются многочисленные динамически активные, прежде всего фронтальные зоны, включающие в себя как подъемы вод (дивергенции), так и зоны их опускания (конвергенции). Взаимодействие атлантических и арктических водных масс в Баренцевом море является причиной возникновения протяженной фронтальной зоны, называемой полярным фронтом со своеобразными гидрологогидрохимическими и гидробиологическими условиями. Фронтальным зонам присущи следующие черты: увеличение численности, биомассы, продукции и смертности планктона, т.е. наблюдается усиление интенсивности круговорота веществ. Кроме того, фронты служат в определенной мере границами, разделяющими области, население которых различается по видовому составу (Грузов, 1961а; Лубны-Герцык, 1971; Holligan, 1981; Denman, Powell, 1984). В то же время, несмотря на многолетние исследования, остается неясным вопрос о причинах повышенной биопродуктивности во фронтальных зонах. Существует несколько гипотез, две из которых являются наиболее обоснованными. Во-первых, предполагается механическое увеличение концентрации планктона в зонах конвергенции (Воронина, 1977). Во-

вторых, взаимодействие сообществ сходящихся водных масс приводит к возникновению устойчивого самостоятельного сообщества, которое характеризуется повышенной биопродуктивностью (Виноградов, 1977). В литературе имеются примеры, подтверждающие существование обоих указанных процессов, и, по-видимому, дать какое-либо однозначное объяснение образованию „пятен" планктона во фронтальных зонах вряд ли представляется возможным.

Следующей особенностью Баренцева и прилежащих к нему морей является наличие сезонного ледового покрова. В настоящее время морской лед интенсивно изучается биологами. Обнаружено, что в неглубоких бухтах и заливах энергетические потребности донных сообществ целиком покрываются за счет поступления в весенний период органики, продуцируемой криопелагическим биоценозом (Carey, 1987). С кромкой льда связывается начало весеннего цветения фитопланктона (Slagstad, 1984). Лед используется тюленями при щенке и выкармливании приплода, вследствие чего ледовый покров и степень развитости криопелагических биоценозов должны определенным образом влиять на численность этих животных. В то же время следует различать как минимум две контактные зоны в районах сосредоточения морских льдов (имеются в виду только контактные зоны типа морская вода-лед). Во-первых, лед с его специфическим сообществом и подстилающая его вода, т.е. криопелагический биоценоз (Мельников, 1980). Во-вторых, внешняя, т.е. обращенная к открытой воде, сторона сплошного ледового поля. Здесь образуются специфические гидролого-гидрохимические условия, выражающиеся прежде всего в распреснении и возникновении локальных подъемов и опусканий вод (Häkkinen, 1986), что находит отражение в биологических процессах. Изучение морского льда ведется давно, однако исследования в основном направлены на познание физики, реже химии и совсем редко биологии. В то же время, например, Баренцево море в зимний период более чем наполовину покрыто льдами. Весной, по мере их таяния и отступления на север, вслед за ними идет „волна" развития сообществ планктона. Значение криофлоры в этом процессе, а также многие другие вопросы еще до конца не изучены.

В данной главе рассмотрено распределение планктона в отдельных районах Баренцева моря с целью выяснения причин возникновения локальных „пятен" фито- и зоопланктона. Вторая часть посвящена в большей степени обзору литературы по биологии морских льдов. Оригинальные данные носят ориентировочный характер и используются лишь в качестве подтверждения фактов, описанных в литературе.

4.1. Хлорофилл фронтальных зон Баренцева моря

Пространственные и временные неоднородности распределения фитопланктона связывают с различными физико-химическими режимами водного столба, вертикальная стабильность которого регулирует положение пикноклина и поток биогенных элементов, необходимых для питания водорослей (Steele, 1974; Parsons et al., 1981). В большинстве океанических регионов эти переменные зависят от вертикальных и горизонтальных градиентов температуры и плотности водных масс. Максимальные градиенты этих факторов часто свидетельствуют о наличии гидрологических фронтов - районов сближения водных масс различного происхождения как правило, отличающихся друг от друга и по другим физико-химическим и биологическим характеристикам. Подобные поверхности раздела могут возникать, например, в районах стыка теплых и холодных течений, либо образовываться при формировании сезонного пикноклина вследствие прогрева поверхностного слоя, а также в результате распреснения вод под влиянием берегового стока или весеннего таяния льда. Физико-географические особенности и сложный рельеф дна Баренцева моря, обусловливающие существование постоянных течений, состоящих из множества больших и малых, замкнутых и полузамкнутых, циклонических и

антициклонических круговоротов (Танцюра, 1973), постоянное присутствие ледового покрова и, наконец, наличие полярного фронта создают предпосылки к возникновению устойчивых и неустойчивых динамических областей и разнообразных гидрологических фронтов.

Биологические процессы, которые влияют на пространственное распределение хлорофилла „а", – продукция фитопланктона, старение и погружение клеток, выедание зоопланктоном (Welshmeyer, Lorenzen, 1985) – вблизи граничных поверхностей протекают с большей интенсивностью. Кроме того, полярный фронт Баренцева моря является своего рода экологическим барьером между арктическими и атлантическими водами и обусловливает особенности сезонного, экологического и биогеографического состава фитопланктона в водах различного происхождения (Ryzhow, 1978, 1980). Все это говорит о необходимости проведения исследований фронтальных зон и изучения закономерностей распределения живой материи в зависимости от их географического положения.

В июне 1987 г. были проведены исследования на двух разрезах Баренцева моря, лежащих на 33°30′ в.д. (Кольский разрез) и 30°00′ в.д., с целью изучения особенностей распределения концентрации хлорофилла „а", возникающих под влиянием гидрологических фронтов, пересекаемых этими разрезами.

Распределение температуры в поверхностном слое на обоих разрезах было достаточно однородным. Эта тенденция нарушалась лишь в районе 72°00′ с.ш. Кольского разреза, где были определены максимальные для разреза значения температуры, превышающие 6 °С. Подобного рода явления характерны для Баренцева моря. Одним из объяснений этого может служить проникновение теплых вод со струями атлантических течений. Во время наших исследований поддержанию повышенных значений температуры в этом районе способствовало наличие мощного пикноклина, расположенного на глубине 20 м, который препятствовал перемешиванию верхнего, хорошо прогретого слоя с нижним. Возникновение такого мощного пикноклина связано с подъемом глубинных вод, что подтверждалось наличием куполообразных подъемов изопикн и изотерм (Грузинов, 1975) и полем максимальных горизонтальных градиентов плотности между 71°30′ и 72°00′ с.ш., свидетельствующих (Иванов, Нейман, 1966) о динамической активности этого района. Явление локального апвеллинга на этой станции разреза наблюдали и ранее. Так, в исследованиях 1982 г. изгиб изотерм, характерный для районов дивергенций, наблюдали здесь в течение всего весенне-летнего сезона (см. раздел 4.2). Дальнейшее снижение температуры на обоих разрезах происходило с одновременным заглублением термоклина и увеличением горизонтальных градиентов температур. Максимальные градиенты были определены на Кольском разрезе между 74°30′ и 74°40′ с.ш., а на разрезе по 30°00′ в.д. – между 75°00′ и 75°30′ с.ш. и составляли соответственно 0.1 и 0.07 °С/милю. Сгущение изотерм в этом районе свидетельствует о наличии полярного фронта.

Распределение условной плотности на концевых участках обоих разрезов было во многом похожим. Оно характеризовалось присутствием мощного пикноклина, образованного при распреснении поверхностных вод за счет берегового стока (на юге) и таяния дрейфующего льда (на севере), различия здесь состояли лишь в степени выраженности этих процессов.

С помощью метода расчета границы атлантических вод (Адров, Смоляр, 1987), в основе которого лежит линейная зависимость между температурой и соленостью для системы Гольфстрима, были определены границы областей, занятых водными массами различного происхождения. Степень принадлежности (Q) частицы воды к атлантической водной массе определена на интервале (10; 0), а к неатлантической – на интервале (0; –10). Значение $|Q|$ указывает на соответственно высокую (или низкую) принадлежность частицы воды к данной водной массе. Нулевое значение Q предполагает, что частица воды находится на границе раздела этих водных масс. Фронтальные воды при этом характеризуются значениями $-4 < Q < 8$.

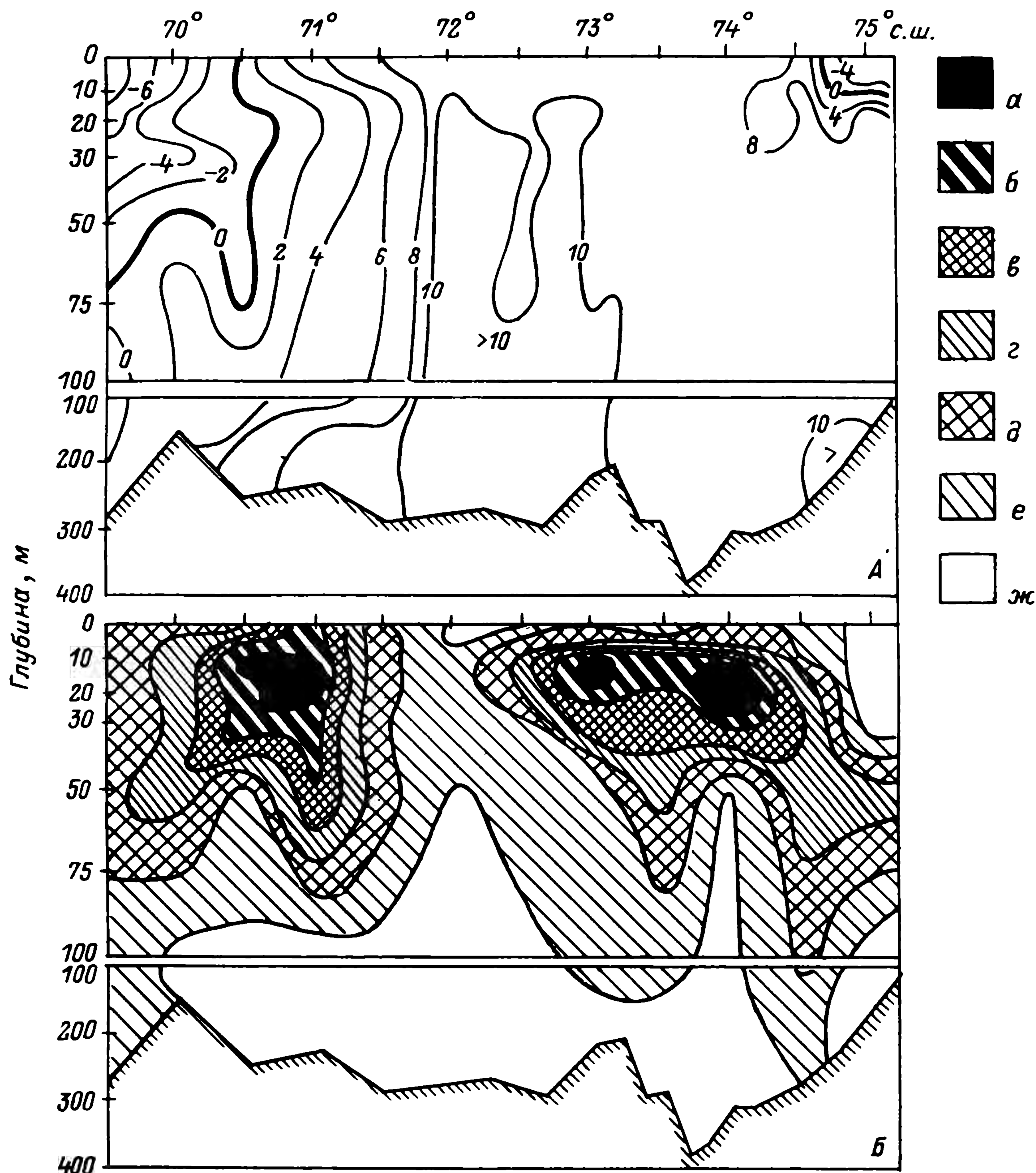


Рис. 21. Распределение водных масс (А) и хлорофилла „а" (Б) на Кольском разрезе (33°30′ в.д.) в июне 1987 г.

А: жирная линия – граница между атлантическими и неатлантическими водами (объяснения см. в тексте). Б – хлорофилл „а" (мг/м³): а – <0.5; б – 0.51–1.0; в – 1.01–1.5; г – 1.51–2.0; д – 2.01–2.5; е – 2.51–3.0; ж – >3.0.

На рисунках 21 и 22 представлены распределения показателя степени принадлежности частиц воды к данному типу водных масс для рассматриваемых разрезов. Как видно из этих рисунков, неатлантические водные массы занимают крайние области обоих разрезов и приурочены к распресненным участкам акватории. Чрезвычайно высокие значения $O \geqslant 10$ в центральной части Кольского разреза, вообще говоря, больше характерны для вод Атлантики, чем Баренцева моря, и подтверждают наличие достаточно мощного апвеллинга.

Таким образом, формализация принадлежности частиц воды к различным водным массам по их гидрологическим параметрам позволяет разделить оба разреза на несколько специфических зон: прибрежные воды, зона смешения прибрежных вод с атлантическими, атлантические воды, зона полярного фронта и субарктические воды. Протяженности неоднородностей распределения концентраций хлорофилла „а", определенных спектрофотометрически (Jeffrey, Humphrey, 1975) по Коль-

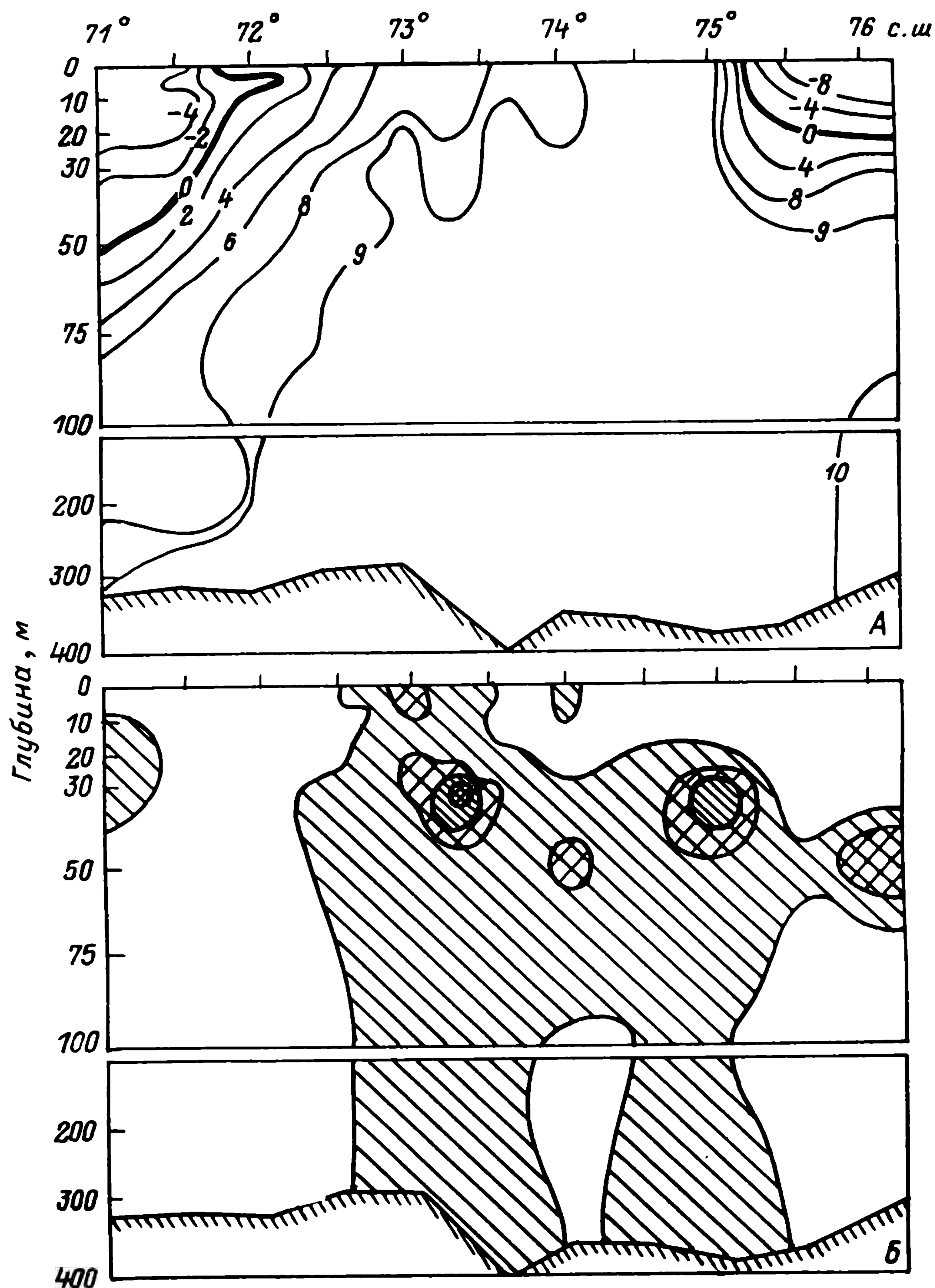


Рис. 22. Распределение водных масс (А) и хлорофилла „а" (Б) по 30°00'в.д. в июне 1987 г. Условные обозначения как на рис. 21.

скому разрезу, находились в согласии с чередованием различных типов водных масс (рис. 21).

Наиболее общая закономерность в распределении хлорофилла „а" выражена положением уровня концентрации 1.0 мг/м^3, изображенного на рис. 21 соответствующей изолинией. Эта изолиния оконтуривает две обширные области (южную и северную), разграниченные между собой гидрологическим фронтом, определенным по максимальным градиентам плотности. В южной области наибольшие значения хлорофилла „а" были определены в зоне смешения прибрежных и атлантических вод (Q = 0 –2, рис. 21) и в слое 0–50 м составляли 112.1 и 136.9 мг/м^2, а наименьшие (53.7 мг/м^2) – в прибрежных водах. Максимум располагался с внешней, морской стороны от границы, разделяющей атлантическую и неатлантическую водные массы. Уменьшение концентрации хлорофилла „а" от прибрежных к смешанным водам можно объяснить тем, что на внутренней стороне гидрологического фронта, подверженной распреснению из-за влияния берегового стока, происходят интенсивные процессы коагуляции и осаждения частиц, идет массовая гибель

компонентов пресноводной фауны и флоры, происходят процессы разложения трупов этих организмов и возврат в толщу воды органических веществ, способствующих интенсивному развитию жизни с морской стороны гидрологического фронта (Виноградов, 1969).

Вертикальное распределение хлорофилла „а" на Кольском разрезе в верхнем 50-метровом слое, по мере продвижения от берега в северном направлении, с приближением к гидрологическому фронту приобретало более равномерный характер. Станция, расположенная на 72°00′ с.ш., характеризовалась сравнительно низкими концентрациями хлорофилла „а" во всей водной толще, с максимумом, лежащим над пикноклином. Слой ниже пикноклина занимали перемешанные атлантические воды, обогащенные биогенными элементами. Содержание хлорофилла „а" в слое 0–50 м на этой станции составляло 28.8 мг/м^2 и было минимальным для Кольского разреза, за исключением самой северной станции (28.1 мг/м^2).

Вторая обширная область повышенных концентраций хлорофилла „а" располагалась между 72°30′ и 74°30′ с.ш. Максимальное значение концентрации для слоя 0–50 было определено на 74°00′ с.ш. и составляло 114.8 мг/м^2. В отличие от южной области здесь наблюдались более значительные вертикальные градиенты хлорофилла „а". Максимум концентрации хлорофилла „а" располагался на глубинах 10–30 м, углубляясь по мере удаления на север, а на 75°00′ с.ш. под пикноклином, образованным талой водой дрейфующих льдов, достигал глубины 50 м и по своей величине более чем в 6 раз превышал среднее значение концентрации хлорофилла „а" для верхнего слоя.

Концентрации хлорофилла „а" по 30°00′ в.д. варьировали от 17.7 мг/м^2 в прибрежных водах (71°30′ с.ш.) до 48.0 мг/м^2 (73°20′ с.ш.) в водах, которые в равной мере можно отнести как к фронтальным, так и к атлантическим (Q = =7–9). Общая тенденция распределения хлорофилла „а" характеризуется на этом разрезе положением изолинии 0.5 мг/м^3 (рис. 22), которая очерчивает обширную область в его центральной части, занятую преимущественно атлантическими водными массами, и опускается до 100 м и ниже. По данным Г.В. Ильина (см. с. 39), в этой части разреза отмечено опускание поверхностных вод в глубинные слои, прослеженное по расположению изолиний биогенных элементов. Хотя зоны конвергенции имеют отрицательный эффект, с точки зрения пополнения запасов минерального питания, необходимого для жизнедеятельности фитопланктона, в них происходит механическое накапливание планктонных организмов. Этим, вероятно, вызвано локальное повышение концентрации хлорофилла „а" в верхних слоях на 74°00′ с.ш., где процесс конвергенции был выражен особенно наглядно.

Общим для двух рассматриваемых разрезов является характер вертикального распределения хлорофилла „а" на северных станциях, подверженных распреснению. Главной особенностью является наличие низких концентраций хлорофилла „а" в верхних слоях, обедненных биогенными элементами, и высоких концентраций, лежащих под пикноклином на глубине 50 м в атлантических водах.

Гидробиологическая ситуация, которая создается в летний период в субарктических водах Баренцева моря, освобожденных от ледового покрова, во многом зависит от особенностей весеннего цветения фитопланктона в этом районе. Цветение фитопланктона вдоль кромки льда в Баренцевом море начинается с повышением солнечной инсоляции и достигает своего максимума с образованием скачка плотности вследствие таяния льда (Slagstad, 1984). Продвижение кромки льда на север постоянно сопровождается бурным развитием фитопланктона. Фронт талых вод движется к северу значительно медленнее, чем кромка льда; это приводит к тому, что весь район остается покрытым талыми водами, с которыми ассоциируется мощный пикноклин (Рей и др., 1987). Весеннее цветение водорослей приводит к падению запасов биогенных элементов, а наличие мощного пикноклина, затрудняющего перемешивание, и тем самым снабжение верхнего слоя биогенами из более глубоких слоев, служит причиной резкого снижения первичной продукции и создает препятствие к увеличению биомассы фитопланктона.

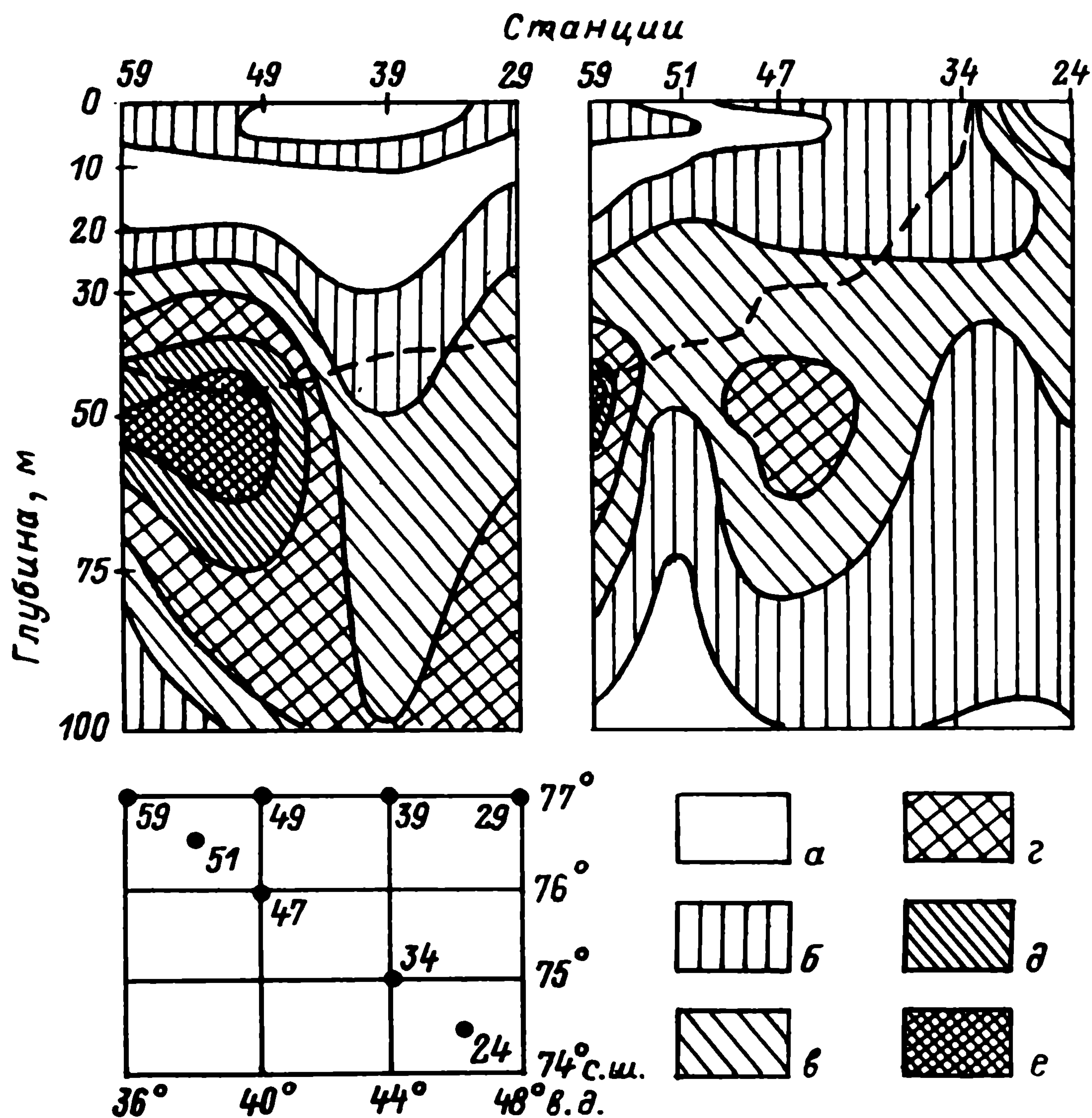


Рис. 23. Распределение хлорофилла „а" в зоне полярного фронта в августе 1984 г. Внизу – схема расположения станций.

Хлорофилл „а" (мг/м^3): а – <0.1; б – 0.11–0.2; в – 0.21–0.3; г – 0.31–0.4; д – 0.41–0.5; е – >0.5. Штриховая линия – граница между атлантическими и неатлантическими водами (объяснения см. в тексте).

На рис. 23 представлены результаты определения хлорофилла „а", полученные в период исследований, выполненных по программе „Барэкс" в августе 1984 г. в зоне полярного фронта Баренцева моря. Как видно из рис. 23, линия Q = 0, разделяющая атлантические и неатлантические водные массы, является одновременно границей между менее и более богатыми хлорофиллом „а" водами. Это подтверждает вывод (Рей и др., 1987) о том, что олиготрофность слоев воды, наступающая после весеннего цветения, сохраняется на протяжении всего лета. В связи с тем что уровень первичной продукции всей зоны фотосинтеза на этой акватории определяется условиями минерального питания, особое экологическое значение приобретает вопрос о физиологической активности фитопланктона, скапливающегося под пикноклином.

Свидетельством функциональной полноценности фитопланктона, обитающего вблизи нижней границы фотического слоя, могут служить повышенные значения хлорофилла „а" и других пигментов и низкие значения пигментного индекса (Кобленц-Мишке, 1985), условно выражаемого через отношение оптических плотностей ацетоновых экстрактов (D_{430}/D_{665}). Смысл этого отношения состоит в том, что пигменты, обусловливающие пик 665 нм, обладают более высокой потенциальной скоростью физиологического кругооборота, чем сумма пигментов, обусловливающих пик 430 нм. При условии активного синтеза это соотношение будет падать, а при старении популяции – возрастать (Баллестер, 1966). Аналогичным пигментному индексу является отношение хлорофилла „с" к хлорофиллу „а" (C a).

Было показано (Jeffrey, 1974), что хлорофилл „c" более стабилен в фотической зоне, чем хлорофилл „a", и разная скорость деградации этих хлорофиллов в старых клетках или фрагментах водорослей ведет к увеличению отношения $c:a$ и, следовательно, его можно использовать для оценки степени деградации фитопланктонного сообщества.

При анализе результатов исследования пигментного состава водорослей, полученных в наших исследованиях, были использованы как пигментный индекс, так и отношение $c:a$. При этом оказалось, что, хотя эти два показателя и коррелировали между собой, более чувствительным (в смысле выделения различий) было отношение c a. Поэтому при оценке физиологического состояния фитопланктона мы применили этот показатель.

Значение отношения $c:a$ в фотической зоне Кольского разреза не превышало 1.0, за исключением станции на 75°00′с.ш., где это значение в слое 0–30 м варьировало в интервале 1.8–2.8.

Минимальные значения $c:a$ (менее 0.5) были рассчитаны в двух разобщенных областях. Одна из них была расположена в зоне смешения прибрежных и атлантических водных масс, в окрестности 71°00′ с.ш., и занимала слой от поверхности до глубины 50 м, а вторая – в виде узкой полосы протянулась от 73°00′до 75°00′с.ш., постепенно заглубляясь с 20 до 50 м – к самой северной станции разреза.

На разрезе по 30°00′в.д. в основном отношение $c:a$ было выше, чем на Кольском разрезе. Однако на двух последних станциях под пикноклином оно принимало значения минимальные для всего разреза (0.64 и 0.5) и ненамного отличалось от такового, полученного на Кольском разрезе для фитопланктона, обитающего в аналогичных условиях.

Минимальные значения $c:a$ свидетельствуют о том, что фитопланктон, обитающий под пикноклином, находится в активном физиологическом состоянии. Большой размах вариаций этого отношения предполагает одновременное присутствие фитопланктонных сообществ, находящихся на разных стадиях развития, что, вообще говоря, характерно для фронтальных зон (Виноградова, 1962; Виноградов, Шушкина, 1987).

Таким образом, даже немногочисленный материал, затронутый нами, дает наглядное представление о многообразии условий существования фитопланктонного сообщества в Баренцевом море и некоторых причинах, способствующих образованию зон повышенной продуктивности. Наличие протяженных фронтов и связанных с ними активных динамических районов – зон дивергенции и конвергенции, особые условия жизнедеятельности фитопланктона в арктических водах Баренцева моря, создают предпосылки для активного функционирования всего планктонного сообщества.

Разумеется, полученные результаты не могут служить основой для обобщения, но они дают возможность выбора направления для будущих исследований.

4.2. Зоопланктон фронтальных зон Баренцева моря

Несмотря на многолетнюю историю изучения биологии Баренцева моря и признание факта, что в районах фронтальных зон присутствуют локальные „пятна" зоопланктона с высокими биомассами (Виркетис, 1928; Андреев, Лебедев, 1983; Hassel, 1984), специальных исследований этого явления не проводилось. В июне 1987 г. Мурманским морским биологическим институтом была осуществлена планктонная съемка по разрезу „Кольский меридиан" (33°33′в.д.), пересекающему фронтальные зоны. Пробы зоопланктона отбирались стандартным орудием лова (замыкающаяся сеть Джеди с диаметром входного отверстия 37 см, газ № 38) со стандартных горизонтов. От берега до 72° с.ш. (станция 6 на рисунках) станции выполнялись через 30 миль, начиная с 72° с.ш. до кромки льда – через 10 миль. Краткое гидрологическое описание разреза дано выше (с. 79).

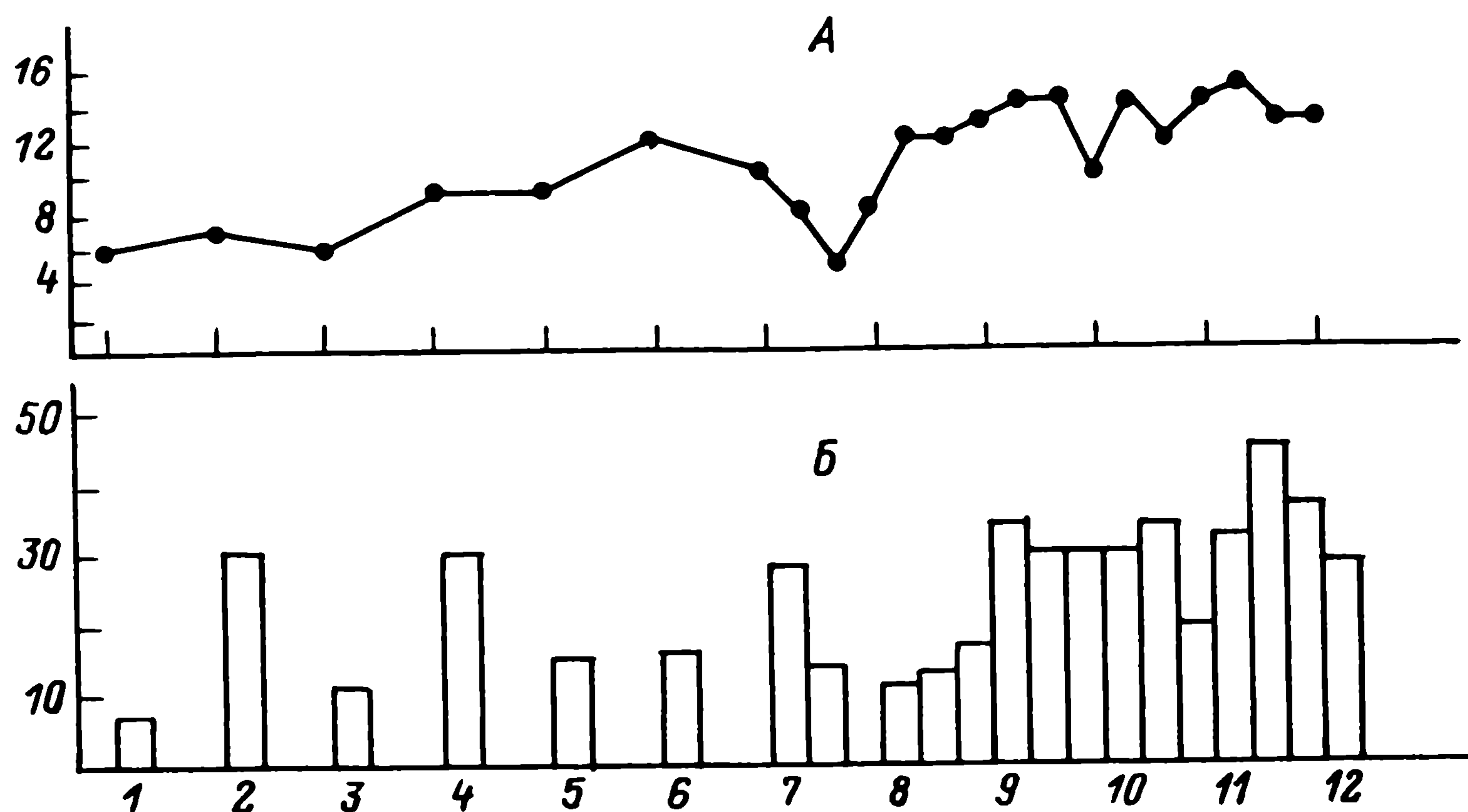


Рис. 24. Количество таксонов и биомасса зоопланктона на Кольском разрезе в июне 1987 г.

По оси абсцисс – номера станций; по оси ординат – количество таксонов (А) и биомасса (Б), г/м^2.

Всего на разрезе обнаружено 25 систематических единиц зоопланктона. При этом на различных участках разреза число таксонов неодинаково. Наименьшее количество наблюдается в южной части, наибольшее – в северной (рис. 24). Аналогичный характер распределения имела сырая масса зоопланктона (г/м^2 в слое дно–поверхность): минимальная – в прибрежье (7.7), максимальная – на севере (45.0). Средняя сырая масса для разреза составила 24.7 г/м^2. Станции с величинами биомасс, превышающими среднюю, приурочены преимущественно к фронтальной зоне (рис. 24). Взаимосвязь „количество таксонов (x)–биомасса (y)" для зоопланктона этого разреза имеет следующий вид: $y = 2.43x - 2.04$. Наличие прямой связи свидетельствует об определенном вкладе в создании зоны повышенной биомассы элементов механического скапливания.

Рассмотрим распределение отдельных таксономических единиц зоопланктона по разрезу. С этой целью были рассчитаны „коэффициенты верности местообитания" (w)(Ердаков и др., 1978): $w = (x_i - \bar{x})/S_x$, где x_i – средняя численность вида на i– станции; $\bar{x} = x_i/n$ – средняя численность вида в регионе; $S_x = (x_i - \bar{x})^2/(n-1)$ – среднее квадратичное отклонение $\bar{x}_i$; n – число станций. Характерные для данного местообитания виды будут иметь максимально положительные коэффициенты, чуждые – отрицательные, а индифферентные – близкие к нулю. Из 25 систематических единиц у 23 максимальные значения коэффициента приходились на фронтальную зону. Исключения составили яйца эвфаузиид, тяготеющие к прибрежным районам, и гидромедуза Obelia flabellata, наиболее обильная в струе Мурманского течения. Детальный анализ распределения систематического состава в районе фронта показал, что можно выделить несколько группировок, характеризующихся приуроченностью к различным частям фронтальной зоны.

1. Виды, у которых $\bar{w}$ максимален на всем протяжении фронтальной зоны – Aglantha digitale, Microcalanus spp., Oncaea borealis, Parathemisto abyssorum, Oikopleura labradoriensis.

2. Виды, которые тяготеют к южной части фронтальной зоны: Dimophyes arctica, Beroë cucumis, Eukrohnia hamata, Fritillaria borealis.

3. Виды с максимальными величинами w в центральной части фронтальной зоны: Mertensia ovum, Oithona atlantica, Sagitta elegans.

4. Виды, встречающиеся в массовых количествах в северной части фронтальной зоны: Aeginopsis laurentii, Ostracoda, науплиусы Calanus spp.,

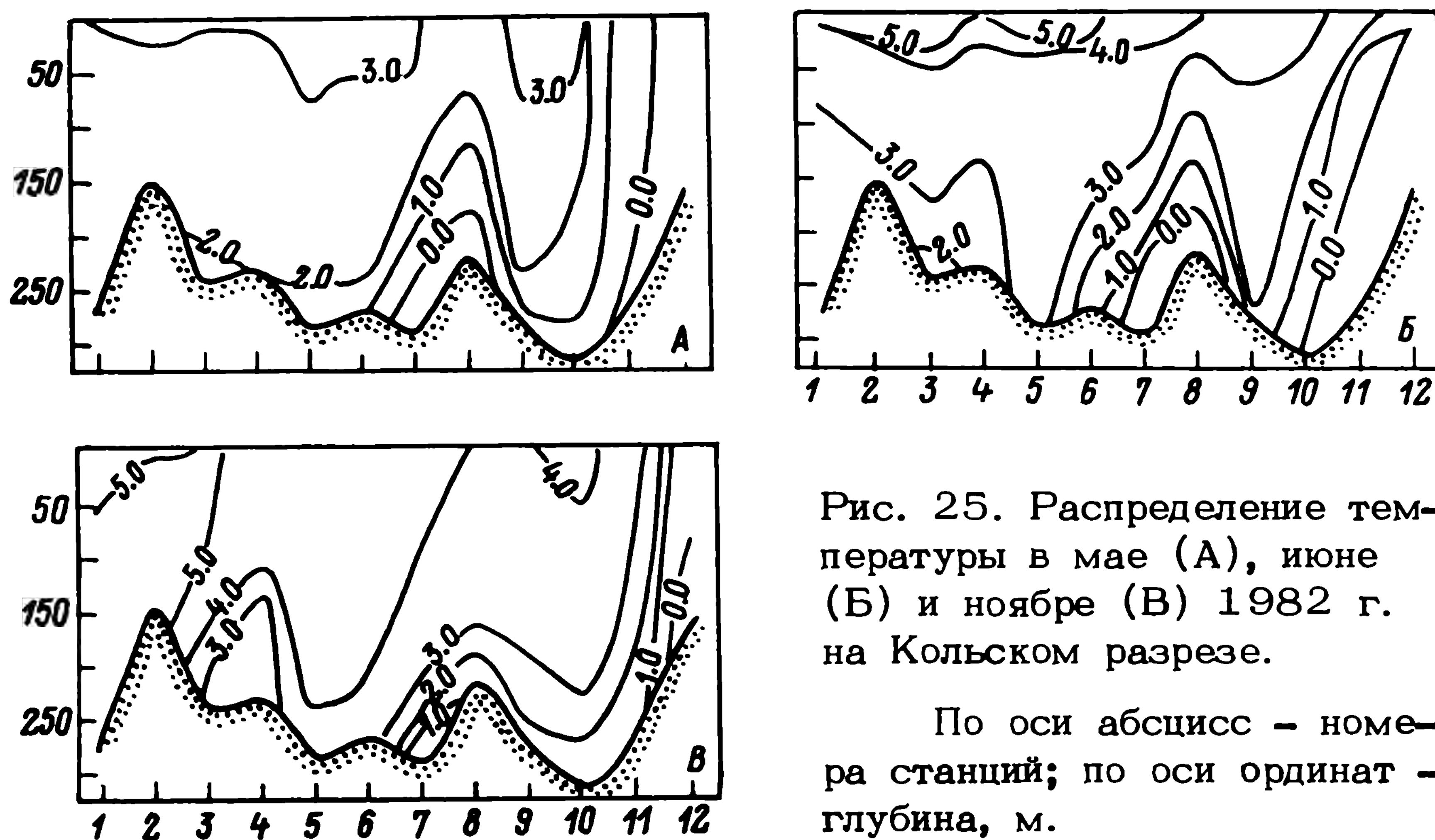


Рис. 25. Распределение температуры в мае (А), июне (Б) и ноябре (В) 1982 г. на Кольском разрезе.

По оси абсцисс – номера станций; по оси ординат – глубина, м.

Calanus finmarchicus, Pseudocalanus elongatus, Metridia longa, Oithona similis, Thysanoessa inermis, Limacina helicina.

5. Виды, у которых наибольшие значения w имеют место с южной и северной сторон фронтальной зоны, тогда как в центральной части они минимальны: Pareuchaeta norvegica.

Анализ трофической принадлежности животных, представленных в указанных группировках, показал, что в направлении с юга на север происходит увеличение доли планктеров – фито- и эврифагов. Наибольшее их количество сосредоточено с северного края фронтальной зоны, что указывает на более раннюю стадию сезонной сукцессии обитающего здесь сообщества по сравнению с более южными районами. Хищники присутствуют на всем протяжении фронтальной зоны, однако доминирующее положение они занимают только в ее южной и центральной частях. Такая трофическая структура зоопланктона в рассматриваемом районе свидетельствует о том, что мы наблюдаем взаимодействие двух водных масс, сообщества зоопланктона в которых находятся в различных стадиях зрелости. С северной стороны сообщество более молодое, чем с южной. Следовательно, подтверждается предположение М.Е. Виноградова (1977), согласно которому планктон фронтальной зоны есть результат сложного взаимодействия двух сообществ с разной степенью зрелости. При этом считается, что перенос энергии и веществ происходит из более молодой в более зрелую систему, т.е. в нашем случае по направлению с севера на юг. В плане практического использования это наводит на мысль о том, что поиски промысловых скоплений рыб-планктофагов в Баренцевом море, видимо, могут быть более перспективными в зрелых сообществах, т.е. с южной стороны фронтальных зон. Косвенные доказательства концентрирования рыбы в районах фронтов в более зрелых системах можно обнаружить на примере распределения морских птиц-ихтиофагов (Белопольский, Шунтов, 1980).

Подобная локализация отдельных таксонов и трофических групп в различных участках фронтальной зоны, может свидетельствовать о том, что сообщество зоопланктона фронтальной зоны является самостоятельной биологической системой, развивающейся по своим специфическим законам. С целью проверки правомочности данного предположения проведен анализ динамики биомассы зоопланктона на разрезе „Кольский меридиан" в сезонном аспекте (использованы данные по рейсам 1982 г. на НТС „Помор", ММБИ; сведения по температуре воды на разрезе представлены В.Н. Широколобовым и С.И. Барданом).

В мае-июне фронтальная зона, обнаруживаемая по выходу изотерм на поверхность, располагалась между 74° и 75° с.ш. (станции 10 и 12, соответственно), в ноябре – несколько севернее (74°30'-75° с.ш., станции 11 и 12) (рис. 25).

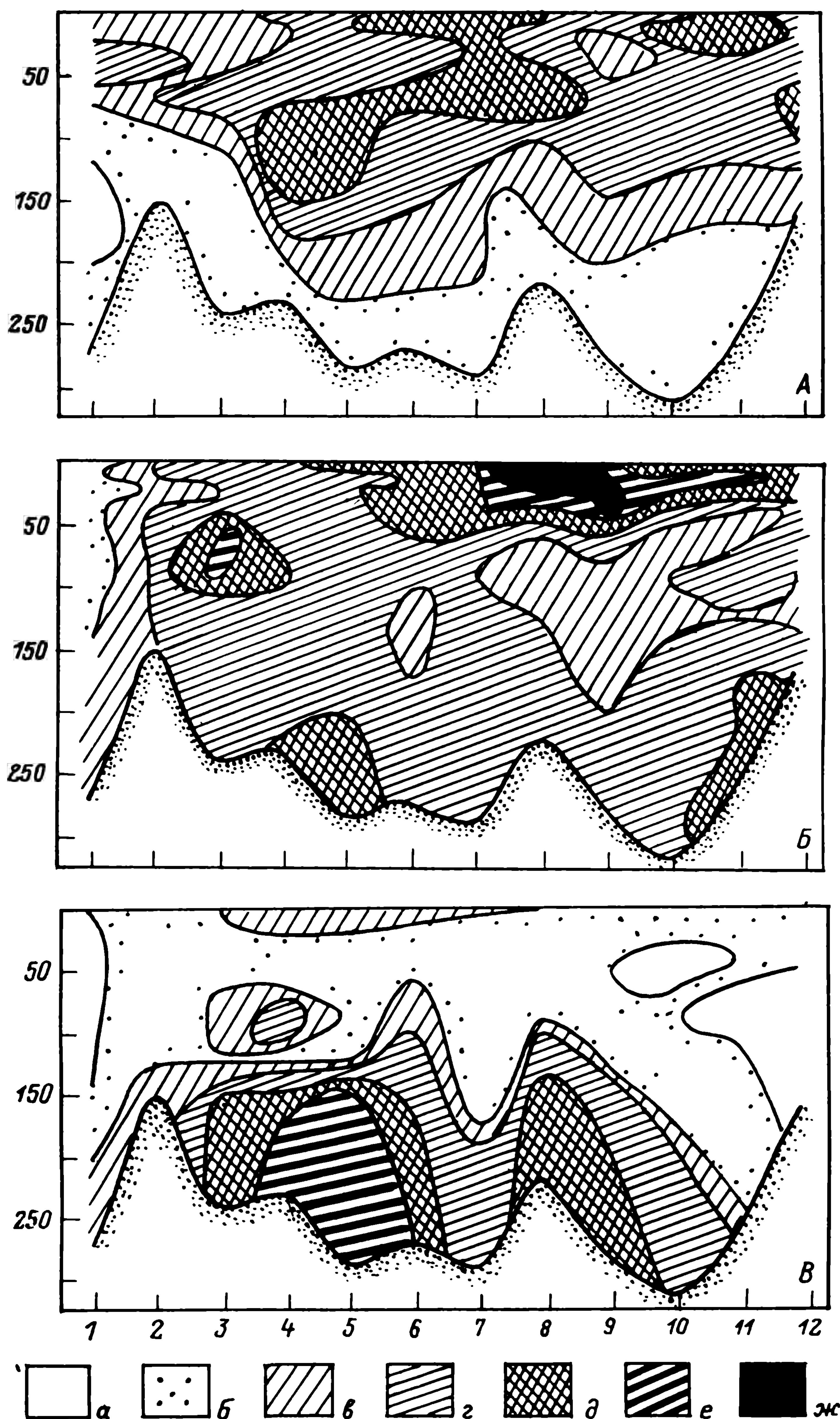


Рис. 26. Распределение биомассы (мг/м^3) зоопланктона в мае (А), июне (Б) и ноябре (В) 1982 г. на Кольском разрезе.

а – <10; б – 11–50; в – 51–100; г – 101–200; д – 201–500; е – 501–1000; ж – >1000. По оси абсцисс – номера станций; по оси ординат – глубина, м.

Весенне-летнее распределение зоопланктона подтверждает факт повышения биомассы организмов во фронтальной зоне. Максимумы биомассы, независимо от времени суток, приурочены к поверхностным слоям в местах выхода изотерм на поверхность (рис. 26); аналогичное вертикальное распределение зоопланктона в районах фронтальных зон отмечали многие исследователи, например Л.Н. Грузов (1961б), Херман (Herman et al., 1981). В зимнее время связи обилия зоо–

планктона с фронтом в приповерхностных горизонтах не обнаружено (рис. 26). Это обусловлено, видимо, тем, что массовые представители зоопланктона совершают сезонные миграции, погружаясь в зимний период в придонные слои (Мантейфель, 1941; Кашкин, 1962; Тимофеев, 1986). В ноябре наибольшие биомассы обнаружены в самой глубоководной части разреза, всегда глубже 150 м.

Сравнительно небольшой материал, имеющийся в нашем распоряжении, не позволяет воссоздать детальную картину формирования зоны повышенной концентрации зоопланктона в районе фронта. Однако схематичное, но достаточно реальное представление об этом процессе получить можно. В зимний период зоопланктон находится в глубоководных желобах, расположенных к югу и северу от фронтальной зоны. При этом копеподы-фитофаги (доминирующая группа в зоопланктоне Баренцева моря), главным образом Calanus finmarchicus и C. glacialis, видимо, находятся в состоянии диапаузы (Bämstedt, Ervic, 1984). Эвфаузииды - вторая по значимости группа животных в планктоне водоема - диапаузы не имеют, но у них в этот период происходит снижение двигательной и пищевой активности (Хомякова, 1986). Весной происходит подъем зимующего фонда к поверхности. Какое-то время, по-видимому, должны иметь место два максимума обилия зоопланктона: южнее и севернее фронтальной зоны. Затем вследствие переноса струями течений эти два центра сливаются в один, который держится все лето. Этот центр имеет сложную структуру, поскольку, как нами было показано выше, отдельные таксоны локализованы в различных участках фронтальной зоны. Сложная пространственная структура „пятна" зоопланктона обусловлена различиями в биологических циклах (прежде всего нерестовых) между видами, слагающими это „пятно". Весенний подъем животных к поверхности и как следствие - перенос течениями у различных видов происходит неодновременно. Доказательством этого служат тщательные исследования жизненных циклов массовых видов копепод Арктики (Huntley et al., 1983) и Антарктики (Воронина, 1977). Наши исследования вертикального распределения эвфаузиид в Баренцевом море также показали наличие пространственно-временной разобщенности миграционных циклов у массовых видов (Тимофеев, 1986). Следовательно, приуроченность таксонов к различным частям фронтальной зоны может быть обусловлена неодновременностью подъемов животных к поверхности. Кроме того, временная разобщенность биологических циклов планктеров поддерживает стабильное существование „пятна" повышенной биомассы зоопланктона в районе фронтальной зоны в течение продолжительного времени за счет периодического поступления особей зимующего фонда различных видов. Дальнейшая судьба зоны повышенной биомассы неясна. Возможны как минимум два варианта: 1) зоопланктон выедается за лето многочисленными потребителями. Жизненные циклы массовых видов рыб Баренцева моря - мойвы, сайки - тесно связаны посредством кормовых миграций с изучаемыми фронтами (Марти, 1980; Боркин и др., 1987). Здесь же отмечены наибольшие концентрации морских птиц, кормящихся как рыбой, так и непосредственно зоопланктоном (Белопольский, 1933; Белопольский, Шунтов, 1980; личные наблюдения). Определенный вклад вносит гибель организмов под воздействием резких градиентов океанологических факторов (Грузов, 1961а; Тимофеев, 1987); 2) разрушение скоплений происходит вследствие сезонных миграций зоопланктона, возвращающегося вместе с охлаждающимися водами в прилежащие желоба, аналогично сезонным миграциям C. finmarchicus и эвфаузиид (Мантейфель, 1959; Кашкин, 1962; Тимофеев, 1986). Из вышеизложенного вытекают два подхода к сообществу зоопланктона фронтальной зоны. В первом случае оно представляет собой сезонное (временное) образование, состав и количественные показатели которого полностью зависит от сообществ прилежащих районов. Во втором случае следует допустить существование во фронтальной зоне сообщества, имеющего определенную степень независимости от соседних вод.

В формировании скоплений зоопланктона в районе фронта несомненно принимают участие оба описанных процесса. В зависимости от географического местоположения происходит лишь перенос центра тяжести с одного на другой. В связи

с этим целесообразно провести специальные исследования на отдельных участках моря, имеющих отличия в орографии. Однако можно заметить, что и в том и в другом случаях наблюдается не просто пассивный перенос животных и механическое скапливание их в районе схождения водных масс. Существенную роль в этом процессе играют биологические факторы, связанные прежде всего с сезонными адаптациями на видовом уровне.

Таким образом, результаты исследований зоопланктона фронтальной зоны в Баренцевом море позволяют предположить, что сообщество пелагических животных в этом районе представляет собой биологическую систему с определенной степенью самостоятельности, в формировании которой принимают участие не только механические, но и в большей степени биологические факторы.

4.3. Функциональные характеристики криофлоры в морях европейского бассейна Арктики

Морской лед как биотоп является очень динамичным субстратом, что связано с нарастанием его снизу в зимний период и таянием в летнее время. Кроме того, лед представляет собой сложный физико-химический комплекс, состоящий из трех фаз: твердой - собственно кристаллического льда, жидкой - ледового рассола с постоянно меняющейся от внешних факторов концентрацией солей и газообразной - вмерзших в лед газовых включений (Цуриков, 1976). Поэтому организмы, составляющие биоценозы морских льдов,должны быть широко толерантными, что в свою очередь определяется специфичностью видов. Как показали флористические исследования, криофлора морских льдов Арктического бассейна отличается достаточно высокой специфичностью видов (Усачев, 1949). В прибрежных, относительно мелководных районах ледовая флора представлена преимущественно донными диатомовыми водорослями (Порецкий, 1939; Кузнецов, 1980). В этом случае лед становится как бы перевернутым донным субстратом. На основании данных, полученных при изучении дрейфующих полярных льдов, Гран (Gran, 1904) выделил следующие группы водорослей по биотопической принадлежности: 1) водоросли, плавающие на поверхности моря среди льдов; 2) скопления водорослей на карнизовидных, находящихся в морской воде, выступах тающих льдов; 3) скопления водорослей в углублениях на льду, а также на дне луж, не соединенных с морем, образовавшихся при таянии льда. Заселение верхних слоев льда осуществляется, как отмечается в литературе (Грузов и др., 1976; Буйницкий, 1973; Цуриков, Ведерников, 1978), тремя путями: во-первых, водоросли могут попадать с подледной морской водой, которая под действием давления снежного покрова выжимается по трещинам наверх и пропитывает нижние слои снега; во-вторых, водоросли могут вмерзать в лед и постепенно переноситься вверх в результате намерзания льда снизу, и, в-третьих, водоросли могут проникать в верхние слои льда по каналам стока, которые образуются в период активного таяния льда.

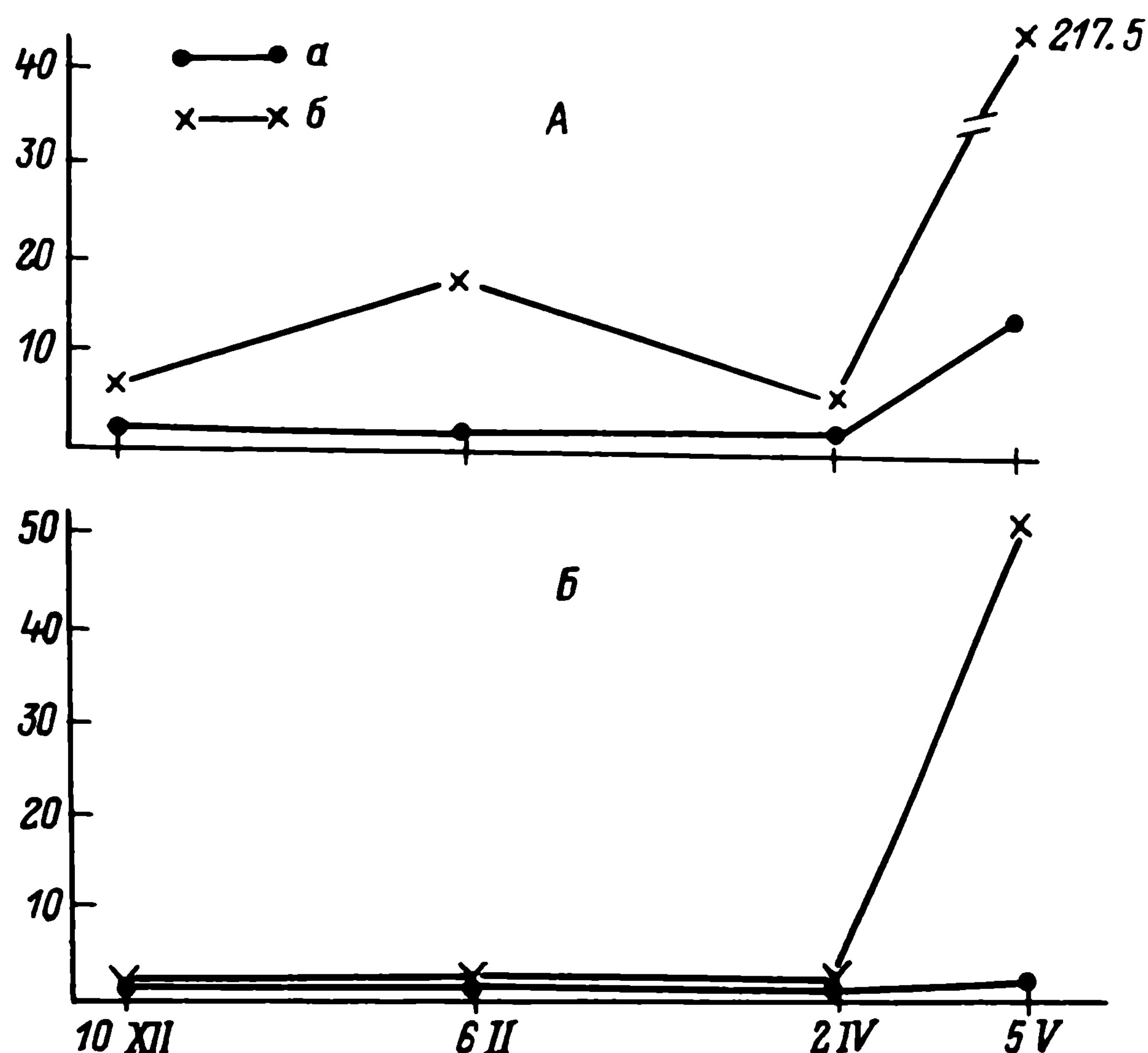
История изучения ледовой флоры насчитывает более 100 лет. Однако до последнего времени остается неясным, чем вызвано массовое развитие водорослей, ассоциированных со льдами. Например, Н.Н. Зубов (1938) связывает это явление с благоприятным влиянием на жизненные процессы тригидроловых молекул, составляющих структуру талой воды и появляющихся в изобилии при активном таянии льда. С.Г. Орадовский (1972) объясняет интенсивное развитие водорослей обогащением поверхностных вод питательными веществами, которые аккумулируются во льду в период замерзания и освобождаются во время таяния. По мнению П.П. Ширшова (1939), под ледовым покровом моря фотосинтез водорослей ограничен отсутствием света и только с вскрытием ледового покрова в толщу воды начинают проникать лучи света и происходит бурное развитие растительности. По-видимому, только совокупность всех факторов при доминировании того или иного в каждом конкретном случае может повлиять на бурное развитие ледовой криофлоры и под-

ледного фитопланктона. Тем не менее наиболее важным фактором в условиях Арктики можно считать световой режим. В.В. Цуриков (1976) подсчитал, что метровый слой морского льда пропускает от 0.6 до 37% падающей солнечной энергии, а 10-сантиметровый слой сухого снега - от 10 до 25%. При этом, учитывая высокое альбедо снега, достигающего 95%, можно говорить о том, что лишь ничтожная доля света проникает под покрытый снегом лед. И хотя Хорнер и Александр (Horner, Alexander, 1972) высказали предположение о гетеротрофном питании одноклеточных водорослей, длительное время живущих в темноте, а эксперименты (Horner, 1976) подтвердили способность диатомей продолжительное время существовать без света, трудно предположить, что в условиях полярной ночи создается сколько-нибудь значительная первичная продукция микроводорослей. Результаты исследований, проведенных нами в зимний период 1982-1984 гг. в Белом море, подтверждают эту точку зрения (Кузнецов, 1985). Устойчивый ледовый покров в районе исследования (Белое море) сформировался в конце ноября-начале декабря и разрушился в начале мая. В течение всего периода работ лед, который достиг в марте максимальной толщины (60-70 см), был покрыт снегом, толщина которого составляла 25-30 см. Хотя освещенность во время исследований не измерялась, расчеты показывают, что количество солнечной энергии, проходящей сквозь снежно-ледяной покров, составляло десятые и даже сотые доли процента падающей радиации, что явно недостаточно для фотосинтеза. Поэтому концентрация хлорофилла „а" с начала становления льда до момента его весеннего разрушения во льду и в подледной воде была предельно низкой. Это в свою очередь указывает на отсутствие фитоценоза льда и угнетения фитопланктона в зимний период. В начале мая (период активного таяния льда) продукция подледного фитопланктона резко возрастает, в то время как фитоценоз льда не успевает сформироваться и содержание хлорофилла „а" в нем лишь незначительно превышает зимние концентрации (рис. 27). Таким образом, результаты исследования фитоценозов Белого моря в зимне-весенний период показали, что в зимнее время в связи с недостатком солнечной энергии, которая поглощается и отражается снежно-ледовым покровом, значение фотосинтеза минимально. В весенний период основным продуцентом органического вещества является фитопланктон. Исследования, выполненные в одной из губ Белого моря, естественно, не могут быть распространены на всю акваторию моря, где условия формирования ледовой криофлоры могут значительно отличаться от наблюдаемых нами. Однако в условиях значительного снижения солнечной энергии можно ожидать, что результаты будут аналогичны не только для Белого моря, но и для других акваторий.

Если флористические исследования криофлоры льда проводятся свыше 150 лет, то изучение функциональных характеристик этого фитоценоза насчитывает не более 20 лет. Становление методов измерения продукции микрофлоры льдов только начинается. Основная трудность в этом направлении связана с тем, что в настоящее время нет корректного способа измерения интенсивности фотосинтеза водорослей, находящихся непосредственно во льду.

О функциональной характеристике ледовой флоры Баренцева моря в настоящее время можно судить лишь по косвенным данным локальных исследований. В большей степени изучены фитоценозы фитопланктона прикромочной зоны льдов (Роухияйнен, 1967) и подледный фитопланктон (Skjoldal et al., 1987). Единичные измерения во льдах прикромочной зоны, выполненные нами во время морских экспедиций, показали, что содержание функционального хлорофилла „а" во льду в 2-3 раза превышает его содержание в толще воды вблизи льдов. Аналогичные данные были получены во время экспедиции на СРМ „Икар" Н.В. Мордасовой и и М.В. Федосовым в 1969 г. (Мордасова, Федосов, 1972). Анализ полученных ими данных показал, что содержание хлорофилла „а" в пробах морской воды, взятой вдали от кромки льда, в среднем составляло 0.5; в пробах льдах - 4.9, а в воде у кромки льда - 3.8 мкг/л . Кроме того, было показано, что содержание феофитина в фитопланктоне, собранном в воде у кромки льда, а также в криофло-

Рис. 27. Динамика продукции – А (мг С/м²/ч¹) и концентрации флорофилла „а" – Б (мг/м²) ледовой флоры (а) и фитопланктона (б) в заливе Чупа Белого моря.



ре, было гораздо ниже, чем в фитопланктоне, собранном на участках, удаленных от кромки льда. Это свидетельствует о том, что во льдах и в приледных водах было больше живых развивающихся водорослей, чем в водах, удаленных ото льда. Для того чтобы оценить роль микрофлоры льда, а также фитопланктона прикромочной зоны как специфичных фитоценозов Баренцева моря в создании первичного органического вещества, нужно определить масштабные границы с набором необходимых условий, характерных для развития этих фитоценозов. Такими условиями служат наличие тающего морского льда как биотопа для криофлоры и дополнительного источника биогенных элементов для планктонных водорослей, развивающихся вблизи льда; достаточно высокий уровень солнечной энергии, способный проникать сквозь лед; и наконец, что не менее важно, наличие вертикальной стратификации вод в прикромочной зоне тающих льдов, обеспечивающей высокий уровень продукции планктонных водорослей (Sverdrup, 1953). Данные, полученные за десятилетний период (1971–1980 гг.) на основании спутниковых снимков (Midttun, Loeng, 1986), показали, что колебания ледовитости Баренцева моря имеют регулярный характер с максимумами распространения в марте–мае и минимумами в августе–сентябре. Граница зимнего максимума распространения льдов проходит от южной оконечности о-ва Шпицберген, через о-в Медвежий и затем к Горлу Белого Моря. Таяние льдов начинается в мае–июне, но сначала процесс протекает очень медленно. Наиболее интенсивное отступление ледовой границы происходит в июле–начале августа, и в конце августа–начале сентября море в некоторые года может вообще освобождаться от льда. Величина падающей солнечной энергии составляет в период с мая по август 300–500 кал/см² в день, что соответствует максимальной величине за год для этого района. Таким образом, в Баренцевом море существуют все необходимые условия для развития ледовой флоры и фитопланктона в прикромочной зоне льда в период с мая по август. Исследования, выполненные в прикромочной зоне льдов Баренцева моря (Роухияйнен, 1967; Skjoldal et al., 1987; см. также раздел 2.4. настоящей монографии), указывают прямо или косвенно на интенсивное развитие планктонных водорослей в прикромочной зоне льда. Граница этого ценоза распространяется под дрейфующим льдом на 10–20 миль от кромки льда. Продукция микроводорослей льда в Баренцевом море до настоящего времени не измерялась, что связано с трудностями методического характера. Однако, по литературным данным (Цуриков, Ведерников, 1978), для других регионов она оценивается в 190–660 мг С/м² в день, что соответствует мезотрофным и эвтрофным водам Мирового океана.

Таким образом, роль планктонных водорослей, развивающихся в прикромочной зоне льда, а также водорослей, непосредственно живущих во льду Баренцева моря, может быть достаточно велика и требует практической оценки.

Глава 5

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА

К началу 80-х годов в области изучения планктона Баренцева моря и сопредельных морей сформировалась и стала преимущественной стратегия системного подхода. Переход к новому уровню анализа природных сообществ позволил установить ряд нетривиальных закономерностей в их структуре и функционировании (Лифшиц и др., 1977, 1978; Фомин, 1977, 1978, 1980, 1981). Новые данные и их осмысление базировались на достаточно хорошо изученных особенностях и закономерностях пространственного распределения и сезонной динамики планктонных характеристик (Яшнов, 1940; Мантейфель, 1941; Павштикс, 1956; Зеликман, 1961, 1966; Камшилов и др., 1958, 1961). Они получены также благодаря совершенствованию методов сбора материалов, применению современных экологических методов в гидробиологии и усовершенствованной статистической и математической обработке данных (Лифшиц и др., 1978; Фомин, 1980, 1984, 1985).

Комплекс имеющихся фактических материалов позволяет характеризовать планктонное сообщество северо-европейских морей в целом как переходное сообщество бореально-арктической зоны. Глобальные биопродукционные характеристики его находятся в постоянной зависимости от географического положения морей, их климатической и геологической структуры и генетической структуры вод. Многолетние циклические зависимости в биопродукционных характеристиках контролируются изменениями интенсивности этих процессов. Годовые характеристики зависят от особенностей гидрологических и гидрохимических характеристик и видового разнообразия и состояния генофонда населения морей. Наконец, сезонные зависимости определяются особенностями региональных характеристик гидрологических и гидрохимических показателей, состояния генофонда планктонного населения и его экологических характеристик. В этой последовательной цепи факторов наиболее существенным для познания дальнейшей судьбы конкретных сообществ планктона отдельного регионального типа является изучение биотической составляющей пелагической экосистемы, как существующей реально, в природе единицы, за счет которой идет биопродукционный процесс.

На наш взгляд, вышеприведенные соображения не нуждаются в ссылках на литературные источники: их слишком много и все они являются результатом тщательных натурных наблюдений, достоверных расчетов и многолетних раздумий и анализов как отечественных, так и зарубежных исследователей.

В основе осуществляемого направления исследований биотической компоненты пелагических экосистем лежит представление о реально существующем в биотических сообществах перекрывании экологических ниш составляющих его видов в процессе сукцессии сообществ и эволюции экосистем (Одум, 1975, 1986; Пианка, 1980; Гиляров, 1978). Не вдаваясь в теоретическое обсуждение концепции, заметим только, что из нее следует возможность для видов, обладающих сходными, перекрывающимися в пространстве и времени нишами, использовать один и тот же ресурс. Как частное следствие этого, в естественных условиях возможно образование видовых и внутривидовых группировок (гильдий, консорций), временно связанных однонаправленными и однозначными требованиями по отношению к какому-либо ресурсу или гиперобъему ресурсов, сохраняющимися до тех пор, пока в до-

статке сохраняется ресурс или не происходит конкурентного исключения одним видом, вследствие его более высокой ойкийности, других видов.

В качестве теоретического фундамента осуществляемого направления используется представление о циклическом характере пространственно-временных изменений в иерархически взаимозависимых системах, происходящих таким образом, что процесс этих изменений проходит в системе тем быстрее, чем ниже в иерархическом ряду находится система, чем сильнее ее зависимость от систем вышестоящих уровней. Важным моментом в этом представлении является также понимание предельности, лимитированности, ограниченности структурно-функциональных возможностей систем, частным проявлением которой является разрушение и смерть системы. Наконец, общему пониманию свойств иерархически связанных систем полезно представление о накоплении в системах по мере их иерархического усложнения качественно новых свойств, приводящих ко все более высокой степени их самоорганизации, т.е. устойчивости к разрушению внутрисистемных связей, проявляющихся в том, что первыми разрушаются связи в тех системах (и сообществах!), которые находятся на низких иерархических уровнях. Следует также всегда иметь в виду, что все процессы, происходящие в системах различного иерархического уровня, носят градиентный характер.

Принимая во внимание изложенную позицию, все региональные структурные и функциональные различия между экосистемами представляются специфическими, т.е. для каждого конкретного региона (или года, сезона, слоя воды) возможно описание о с о б е н н о с т е й структурных характеристик. В то же время все системы обладают общими тенденциями развития, некоторой последовательностью, обязательностью чередования происходящих в них процессов, т.е. для всех систем обязательны единые з а к о н о м е р н о с т и или принцип организации. Если конечным результатом, задачей или целью функционирования экосистемы считать, к примеру, производство максимально возможной биологической продукции (белка, числа видов, максимального видового разнообразия, максимального числа генетически наследующих форм и т.д.), то з а к о н о м е р н ы м следует считать с т р а т е г и ю развития, а о с о б е н н ы м его т а к т и к у.

Недостаточно четкое разделение в недалеком прошлом „стратегических" и „тактических" планов развития экосистем являлось основной причиной непонимания смысла и хода продукционного процесса, а иногда и простодушной подменой „особенностей" „закономерностями" и наоборот. Диалектическое же единство биопродукционного процесса в экосистемах, на наш взгляд, как раз и состоит в том, что самоорганизация экосистемы, ее эмерджентные свойства (Одум, 1986) позволяют на определенных этапах ее развития использовать оба плана – стратегический и тактический, чередовать их или заменять один план развития другим. Причем, по-видимому, стратегические задачи более могут быть замечены при изменении функциональных характеристик системы (или сообщества, подсистемы и т.д.), а тактические – структурных. При единой задаче. Иными словами, цель всегда достигается по единому плану (стратегически), но разными средствами (тактически).

Одним из видимых результатов биопродукционного процесса, протекающего в пелагических экосистемах, является изменчивость (пространственная или временная) структурно-функциональных характеристик ее отдельных элементов: температуры, солености, содержания кислорода, биогенных элементов, видового разнообразия, биомассы и численности отдельных видов фито- и зоопланктона и т.д. Вообще говоря, число структурных элементов морской пелагической экосистемы как природной структурной единицы, а также их функциональные характеристики меняются в пространственно-временных координатах малопредставимым образом, так как зависят не только от числа учтенных факторов, но и от числа факторов непознанных (и неучтенных!), т.е. могут зависеть от произвола исследователя, его опыта или задачи исследования. Поэтому важнейшей задачей экологии, в част-

ности экологии пелагических сообществ, является выявление таких структурных элементов системы, которые были бы обязательными для получения адекватной характеристики, с одной стороны, с другой – выявление таких интегральных факторов либо групп факторов, которые были бы „операционально значимыми" (Одум, 1986) и в то же время отражали некоторые совокупные реакции иерархически ниже стоящих элементов. В планктическом сообществе, где каждый вид и даже возрастная стадия вида или его жизненная форма может быть уподоблена (а в действительности в определенных пространственно-временных координатах может иметь решающее значение) отдельному фактору, а число видов в зависимости от географического положения моря колеблется от сотен до нескольких тысяч видов, такая задача безусловно актуальна, позволяет значительно сократить время, необходимое для синтеза моделей, и намного упрощает анализ констатируемых данных.

Практически эта работа сводится к выявлению таких общностей организмов планктона (независимо от их таксономической – филогенетической или онтогенетической – принадлежности), которые сходным образом в течение некоторого времени (эволюционного ли, экосистемного, популяционного или организменного) реагируют на изменения факторов среды (независимо – биотических или абиотических).

Нами исследована возможность образования видовых группировок в планктонном сообществе, населяющем воды Восточного Мурмана (Баренцево море). Задача носила принципиальный характер; если такие группировки существуют, объединяются по общим требованиям к среде обитания, заметно приурочены к определенному в пространственно-временных координатах местоположению, становится возможным использовать эти сведения для сокращения числа анализируемых элементов в синтетической модели экосистемы, т.е. становится возможным упростить задачу и сократить время на ее решение.

В этих целях был использован материал 15-месячных ежедекадных наблюдений за изменениями структурных и функциональных характеристик пелагической экосистемы прибрежной зоны. Одновременное получение данных о численности планктонных организмов и распределении других характеристик прибрежной экосистемы в течение длительного периода и по вертикали позволило максимально конкретизировать экологические связи между ними и для некоторых видов оценить их достоверность. Это позволило в свою очередь проводить более уверенную трактовку особенностей распределения и расшифровку числовых характеристик связей между видами планктона, увязывая их аутоэкологические и зоогеографические характеристики, особенности онтогенеза и питания и пр. с ходом изменений условий существования. Хотя представляемые данные относятся к конкретному региону, общий характер связей между видами носит принципиальный характер и может быть распространен на системы более высокого ранга и на другие регионы бореально-арктической зоны.

Выделению группировок в планктонном сообществе Восточного Мурмана предшествовала работа по описанию структурных характеристик отдельных видов (Фомин, 1977, 1978). При этом были обсуждены также общие структурные характеристики планктонной фауны и их зависимость от физико-химических характеристик водных масс. Эти данные были проанализированы совместно с результатами предшествующих исследователей (Фомин, 1980).

Тем не менее прежде чем перейти к непосредственному изложению и обсуждению выявленных зависимостей, представляется необходимым привести еще несколько характеристик структурного плана, имеющих общее значение в процессе формирования структуры планктонного сообщества.

Хотя в отдельные годы и сезоны количество видов зоопланктона и видовое разнообразие могут заметно колебаться, их значимость в биопродукционном процессе региона неравноценна. Общее число видов в планктонном сообществе находится в определяющей зависимости от действия водных масс, поступающих из западных регионов и стоковых материковых вод (Фомин, 1978, 1984). Общее видовое разнообразие, вычисленное для списка взрослых и возрастных форм видов за-

Т а б л и ц а 16

Роль массовых видов мезозоопланктона и изменчивость их значимости в слое 0–100 м в течение года в южной части Баренцева моря (по материалам 1976–1977 гг.)

Вид или таксон	Место вида или таксона в списке, ранжированном по численности и частоте встречаемости											
	I	II	III	1У	У	У1	УII	УIII	1X	X	X1	XII
1. Oithona similis	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1
2. Microcalanus pusillus	2	3	2	2	5	4	3	4	11	5	5	2
3. Pseudocalanus elongatus	4	6	5	7	11	9	18	11	10	11	6	3
4. Dimophyes arctica	7	9	14	21	16	12	–	18	–	–	–	15
5. Microsetella norvegica	8	14	17	24	–	–	13	16	15	16	14	17
6. Oithona atlantica	3	2	4	8	8	10	5	5	6	3	4	5
7. Polychaeta sp., 1.	11	18	13	11	10	16	20	22	13	10	13	11
8. Amphipoda sp.	17	10	23	12	20		19	24	16	–	–	–
9. Eukrohnia hamata	–	15	10	14	–		–	26	–	–	–	
10. Cirripedia sp., n.	16	–	9	3	7	–	7	3	4	14	11	–
11. Cladocera sp.	–	–	20	17	–	18	–	–	23	–	–	–
12. Calanus finmarchicus	5	4	3	4	1	1	1	2	2	2	3	4
13. Euphausiacea sp.	24	–	–	18	6	3	4	15	17	19	–	24
14. Decapoda sp.	–		–	25	17	13	22	25		–	–	–
15. Oncaea borealis	15		15	10	10	6	10	20	–	22	–	16
16. Bryozoa sp., l.	10	–	7	19	–	17	6	–	15	15	10	9
17. Sagitta elegans	–		–	20	13	15	8	14	18	–	–	20
18. Harpacticoida sp.	20	–	18	–	–	–	21	13	–	17	15	19
19. Limacina helicina	9	–	16	13	–	–	15	7	7	8	8	14
20. Fritillaria borealis	18	–	–	16	9	8	12	6	8	7	11	21
21. Aglantha digitale	6	5	12	9	15	11	17	–	3	6	18	12
22. Ophiuroidea sp., pl.	–	–	–	15	14	7	16	10	5	20	–	–
23. Oicopleura labradoriensis	14		11		18	22	–	22	9	14	17	11
24. Acartia clausi	19	–	–	–	–	12	–	12	12	12	7	22
25. Metridia lucens	23	–	22	23	–	20	–		–	21	13	18
26. Temora longicornis	13	13		–						13	2	6
27. Bivalvia sp., l.	25	–	–	–	–	–	–	–		9	7	25
28. Metridia longa	12	11	8	22	12	19	–	14		–	–	8
29. Echinoidea sp., pl.		–	–	–	22	21	23					10
30. Ctenophora sp.			19	–	19		–				–	

П р и м е ч а н и е. Римскими цифрами обозначены месяцы.

висит в целом и от числа приносимых видов, и от сезона, и от числа меропланктических форм донных организмов (Фомин, 1978, 1980), может заметно различаться в отдельных слоях воды. Ранжирование видов и форм видов по встречаемости и численности (Фомин, 1985) позволило до некоторой степени обобщить представления об их значимости в сообществе на протяжении сезона, получив при этом данные о сезонной изменчивости их роли (табл. 16). В приведенном списке только два вида – Oithona similis и Calanus finmarchicus – по численности и встречаемости в течение сезона занимают первые места. Немногим более 10 видов могут занимать места в первой пятерке и немногим более 25 видов могут быть включены в первую десятку видов в отдельные месяцы. Понятно поэтому, что биопродукционные возможности пелагического сообщества зависят от небольшого числа ведущих видов, называемых эдификаторами. Ясно также, что это свойство может переходить от одного вида к другому в зависимости от сезона. К этому можно добавить, что оно меняется также и по вертикали (Фомин, 1985). Основным выводом, который можно сделать на основании этих данных, является то, что функциональные возможности сообщества, конечным критерием которых можно принять продуцируемую биомассу, реализуются за счет различных видов. Одним из важных моментов при этом является возможность пополнения регионального генофонда видов-эдификаторов за счет совокупного или опосредованного действия гидрологических, метеорологических и геофизических факторов (Фомин, 1980, 1984).

Руководствуясь приведенными выше данными и соображениями, для дальнейшей работы мы составили список видов и форм, значение которых в процессе функционирования пелагической экосистемы исследуемого региона представляется важным (табл. 17). При составлении списка принималась во внимание и значимость видов как индикаторов гидрологического режима и происхождения водных масс.

Задача выделения пространственно-временных группировок в сообществе зоопланктона решалась нами с помощью методов, применяемых в биогеографии для выделения граничных биоценозов (Дажо, 1975). Возможность их применения к временным полигонам была показана нами в отношении простейших из того же региона (Лифшиц и др., 1978). В основу метода положен способ дифференциального анализа по Чекановскому (Дажо, 1975). Смысл метода заключается в установлении количественной меры сходства, сведении этих данных в треугольную матрицу и дифференциации их таким образом, чтобы сходство распределений видов было максимальным. Для получения значений величин сходства был использован метод χ^2. Величины значений вычислялись согласно формуле (Дажо, 1975)

$$\chi^2 = \frac{N^3}{ab\,(N-a)\cdot(N-b)}\,(c-p)^2$$

где a – число выборок, где присутствует первый вид; b – число выборок, где присутствует второй вид; c – число выборок, где присутствуют оба вида вместе; N – общее число выборок; p – наиболее вероятное число выборок, где случайно присутствуют оба вида. При этом наиболее вероятное число выборок с совместным случайным обитанием будет $p = \frac{ab}{N}$. Если $p > c$ – оба вида исключают друг друга; если $p = c$ – они могут распределяться случайно; при $p < c$ оба вида склонны к совместному обитанию. При значениях $\chi^2 = 3.84$ их совместное обитание не случайно, при значениях $\chi^2 = 6.64$ об этом можно судить с 99%-ной уверенностью (Дажо, 1975). Достоверность полученных значений проверена с помощью формулы (Урбах, 1964)

$$\chi^2 = \frac{\left(|Nc - ab| - \frac{N}{2}\right)^2 \cdot N}{ab\,(N-a)\cdot(N-b)},$$

позволившей внести поправку на группировки.

Т а б л и ц а 17

Список видов, использованных для дифференциального анализа и вычисления индекса ширины ниши, и их встречаемость за период исследований в 1976–1977 гг.

Вид или таксон	Встречаемость в различные месяцы 1976–1977 гг.														
	II	III	1У	У	У1	УII	УIII	1X	X	X1	XII	I	II	III	1У
1. Calanus finmarchicus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2. Oithona similis	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3. O. atlantica	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4. Microcalanus pusillus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5. Pseudocalanus elongatus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
6. Aglantha digitale	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
7. Euphausiacea sp., n. et juv		+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+
8. Limacina helicina		+	+				+		+		+	+	+	+	+
9. Microsetella norvegica	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
10. Metridia longa		+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
11. Fritillaria borealis			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
12. Cirripedia sp., n.		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
13. Ophiuroidea sp., pl.		+	+	+	+	+	+	+			+				+
14. Oncaea borealis		+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+
15. Sagitta elegans			+	+	+	+	+	+	+					+	+
16. Dimophyes arctica	+	+	+	+			+			+	+	+	+	+	+
17. Spio sp., l.		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
18. Polydora sp., l.	+		+	+											+
19. Oicopleura labradoriensis		+		+			+	+	+	+	+	+			
20. Bryozoa sp., l.		+	+						+	+	+	+	+	+	
21. Themisto abyssorum			+	+	+	+	+					+	+		+
22. Harpacticoida sp.		+				+	+	+	+	+	+		+		
23. Temora longicornis		+								+	+	+	+		
24. Acartia clausi								+	+	+	+				
25. Ctenophora sp.		+		+					+	+		+	+		+
26. Metrida lucens	+		+								+	+	+	+	
27. Eukrohnia hamata	+	+	+				+							+	+
28. Decapoda sp., l.			+	+		+									+
29. Bivalvia sp., l.					+	+			+	+	+	+			
30. Rathkea octopunctata		+		+	+		+		+						
31. Echinoidea sp., pl.				+	+	+					+				
32. Evadne nordmanni			+	+											

Таблица 18

Средние значения индексов ширины ниши видов и таксонов зоопланктона южной части Баренцева моря в различных слоях воды (по данным за период исследований 1976-1977 гг.)

Вид или таксон	Слои воды, м				
	0-10	10-25	25-50	50-75	75-100
1. Calanus finmarchicus	1.48	2.02	3.14	8.37	4.38
2. Oithona similis	16.77	15.04	16.48	14.60	11.19
3. O. atlantica	11.40	8.60	10.65	11.58	10.50
4. Microcalanus pusillus	5.38	6.12	11.80	8.30	15.23
5. Pseudocalanus elongatus	5.61	12.09	10.07	7.08	8.59
6. Aglantha digitale	1.54	1.34	1.82	4.32	6.81
7. Euphausiacea sp. n. et juv	3.77	2.36	3.15	1.73	1.95
8. Limacina helicina	2.57	1.12	3.15	2.80	4.03
9. Microsetella norvegica	4.41	4.34	5.58	4.49	2.38
10. Metridia longa	1.71	1.91	3.64	4.20	3.64
11. Fritillaria borealis	4.42	2.87	3.53	2.67	1.28
12. Cirripedia sp., n.	7.70	4.50	2.60	3.11	2.52
13. Ophiuroidea sp., pl.	4.10	4.66	4.59	1.73	2.60
14. Oncaea borealis	1.00	2.15	1.71	5.68	3.34
15. Sagitta elegans	5.87	6.42	5.10	3.97	3.66
16. Dimophyes arctica	3.68	7.98	6.48	4.28	7.58
17. Spio sp., l.	2.76	4.09	2.28	4.94	2.55
18. Polydora sp., l.	2.00	3.46	1.69	2.97	1.98
19. Oicopleura labradoriensis	3.49	3.37	3.88	4.32	4.29
20. Bryozoa sp., l.	7.69	6.48	6.03	3.21	1.31
21. Themisto abyssorum	0.00	1.00	4.37	2.15	4.61
22. Harpacticoida sp.	1.00	2.62	1.04	2.57	2.29
23. Temora longicornis	2.57	4.01	5.18	1.00	3.16
24. Acartia clausi	2.55	1.58	2.29	1.55	2.01
25. Ctenophora sp.	1.00	1.00	1.00	3.99	3.47
26. Metridia lucens	0.00	1.80	0.00	1.96	1.84
27. Eukrohnia hamata	4.10	5.32	1.16	1.87	1.98
28. Decapoda sp., l.	0.00	1.00	1.16	1.96	2.99
29. Bivalvia sp., l.	2.33	3.48	3.23	2.64	2.01
30. Echinoidea sp., pl.	0.00	1.59	1.00	0.00	1.00
31. Rathkea octopunctata	2.66	1.35	1.10	1.01	0.00
32. Evadne nordmanni	1.17	0.00	0.00	0.00	0.00

Поскольку манипуляции, связанные с последовательной дифференциацией группировок по Чекановскому, весьма трудоемки, нами был применен метод, заимствованный из дискретной математики (Лифшиц и др., 1978), связанный с построением неориентированного графа и последующим выделением ведущих и сопутствующих видов в группировке.

Для видов, представленных в табл. 18, вычислены значения ширины ниши, понимаемой как переменная степень экологической приспособленности вида к меняющимся факторам среды и некоторая интегральная величина. Вычисление ее производилось по формуле (Lane, McNaught, 1970)

$$B = \frac{1}{\sum_h p_{ih}^2},$$

выводимой из выражения

$$\alpha_{ij} = \frac{\sum_h p_{ih} \cdot p_{jh}}{\sum_h p_{ih}^2}$$

где α_{ij} – действие вида i на вид j (α_{ji} – обратное действие); $p_{i(j)}$ – отношение численности особей вида $i\ (j)$ в пробе h к численности вида $i(j)$ во всех пробах; h – конкретная проба.

Исследования ширины ниши как индекса показали, что эта величина может служить хорошим показателем разнообразия. Отмечается также, что величина индекса увеличивается с увеличением числа ресурсов и равномерностью их использования (Гиляров, 1978). Было показано, что свойственная популяции ширина ниши складывается из двух компонентов: внутрифенотипического, связанного с разнообразием потребления ресурса фенотипически однотипными особями, т.е. с индивидуальными различиями, и межфенотипического, связанного с различиями в потреблении ресурса разновозрастными особями. Ширина ниши может служить показателем межвидовых взаимоотношений, в частности при возрастании конкуренции между видами ниша уменьшается. Когда же эти отношения возникают между особями одного вида, ширина ниши увеличивается. При рассмотрении изменений ширины ниши в границах действия одного определенного фактора (при попарном сравнении ширины ниш видов) представляется правомерным прямое истолкование зависимости изменений ширины ниши от действия этого фактора, хотя теоретически ниша охватывает их неопределенное число.

Графометрический анализ матриц достоверных значений χ для 32 таксонов зоопланктона позволил выделить пространственно-временные межвидовые комплексы (группировки) в пелагическом сообществе южной части Баренцева моря. В зависимости от различий в экологической валентности видов, их возраста, типа и способа питания, особенностей онтогенеза, способностей к миграциям, а также сезона, гидрологической структуры и динамики вод в регионе, в 100-метровой водной толще могут образоваться четыре сезонных межвидовых комплекса, связанных статистически достоверными связями. Сезонные комплексы различаются по составу и числу входящих в комплекс элементов (таксонов) (табл. 19). Каждый из комплексов включает в себя ведущий по числу связей элемент комплекса и элементы, с ним связанные. Обычно ведущий элемент (таксон) отражает наиболее характерные и общие для всех элементов свойства, предъявляемые комплексом к среде обитания и времени существования. Сопутствующие элементы комплекса характеризуют комплекс по его конкретным требованиям. Несмотря на неслучайность и достоверность связей между элементами комплекса, причины их объединения не могут быть объяснены однозначно из-за меняющихся требований видов на разных этапах развития экосистемы, которую эксплуатирует комплекс. Из-за этих меняющихся требований элементы одного комплекса могут в какой-то момент и на какое-то время индивидуального развития включаться в разные комплексы или временно участвовать в них в иных слоях водной толщи.

Обычно в любой анализируемой матрице парных связей можно выделить несколько комплексов, различающихся прежде всего числом составляющих их элементов. Первый комплекс включает в себя наибольшее число элементов. Этот комплекс создается, как правило, за счет элементов, связанных наиболее общими, интегральными характеристиками. Виды или таксоны, входящие в этот комплекс, отличаются частой встречаемостью, широтой распространения, высокой валентностью, длительностью развития, большим числом генераций. Последующие комплексы создаются за счет видов со все более и более специфическими требованиями к окружению и среде обитания. Их существование может быть ограничено совершенно определенным местообитанием и промежутком времени. В таком случае комплекс может состоять всего из двух видов при очень жесткой связи между ними. Это – экологиче-

Т а б л и ц а 19

Качественный состав сезонных межвидовых комплексов зоопланктона в южной части Баренцева моря в слое 0–100 м

I комплекс	II комплекс	III комплекс	IY комплекс
1. Bryozoa sp., l.	1. L. helicina	1. Cirripedia sp., n.	1. Evadne nordmanni
2. Microsetella novegica	2. P. elongatus	2. D. arctica	2. F. borealis
3. Oithona atlantica	3. Ac. clausi	3. Eukrohnia hamata	3. On. borealis
4. Microcalanus pusillus	4. Oic. labradoriensis	4. Ctenophora sp.	4. Polydora sp., l.
5. Temora longicornis	5. Oncaea borealis	5. A. digitale	5. Metr. longa
6. Bivalvia sp., l.	6. Cirripedia sp., n.	6. P. elongatus	6. Ctenophora sp.
7. Oicopleura labradoriensis	7. C. finmarchicus	7. F. borealis	7. Decapoda sp., l.
8. Euphausiacea sp., n. et juv	8. Oithona similis	8. Spio sp., l.	8. Ophiuroidea sp., pl.
9. Pseudocalanus elongatus	9. A. digitale	9. Th. abyssorum	9. Micr. norvegica
10. Sagitta elegans	10. R. octopunctata	10. Metr. longa	10. Spio sp., l.
11. Metridia longa	11. Temora longicornis	11. C. finmarchicus	11. Bivalvia sp., l.
12. Dimophyes arctica	12. Bivalvia sp., l.	12. O. similis	12. T. longicornis
13. Ctenophora sp.	13. Harpacticoida sp.	13. Echinoidea sp., pl.	
14. Metridia lucens	14. M. pusillus	14. Decapoda sp., l.	
15. Harpacticoida sp.	15. Polydora sp., l.		
16. Limacina helicina	16. Euphausiacea sp., n. et juv		
17. Ophiuroidea sp., pl.	17. Fritillaria borealis		
18. Calanus finmarchicus	18. O. atlantica		
19. O. similis			
20. Spio sp., l.			
21. Aglantha digitale			
22. Acartia clausi			
23. Themisto abyssorum			
24. Rathkea octopunctata			

Таблица 20

Некоторые характеристики сезонных видовых комплексов (I-IУ) зоопланктона в южной части Баренцева моря

Характеристика комплексов	I	II	III	IУ
Число элементов комплекса в отдельном слое	7-11	4-5	4-5	2-3
Общее число таксонов в комплексе в слое 0-100 м	24	18	14	12
Число ведущих таксонов в комплексе	3	5	4	5
Участие таксонов комплекса в составе комплексов (число раз): I	24	14	10	8
II	14	18	7	6
III	10	7	14	6
IУ	8	6	6	12
Число элементов комплексов в разных слоях воды: 0-10 м	9	4	4	3
10-25 м	11	5	4	3
25-50 м	10	5	5	3
50-75 м	11	5	5	3
75-100 м	8	5	5	2
Степень участия таксонов комплекса в составе других комплексов:				
в одном	3	-	2	1
двух	10	10	4	5
трех	9	7	8	6
четырех	-	-	-	-
Число видов-эдификаторов в комплексах в разных слоях воды: 0-10 м	4	2	2	1
10-25 м	4	4	4	1
25-50 м	7	-	3	2
50-75 м	3	3	4	3
75-100 м	3	2	1	1
Число видов-эдификаторов во всех слоях	12	9	8	7

ские эквиваленты. Однако индекс ширины ниши их может быть высок, так как может наблюдаться внутрифенотипический компонент.

Различия между комплексами заключаются в первую очередь в количественном составе и наборе таксонов. Нам они указывают на степень освоения комплексом водной толщи в определенный момент времени и экологические возможности освоения им ресурсов среды.

В табл. 20 приведены некоторые характеристики сезонных комплексов, являющиеся для них общими. Их анализ позволяет констатировать основные различия между ними и одновременно выявить сходные черты. Основные различия заключаются в количестве элементов, составляющих комплексы, числе таксонов, из которых формируется комплекс, и в степени участия в них общих для нескольких комплексов таксонов. В этом отношении выделяется I сезонный комплекс, содержащий больше всех элементов и формируемый из наибольшего числа таксонов. Из 24 входящих в него таксонов 21 входит и в другие комплексы. В этот же комплекс включается в различных слоях от 8 до 11 элементов: в 2-3 раза больше, чем в других комплексах. I комплекс включает более всего таксонов, численность и встречаемость которых в течение года постоянно высока, т.е. виды-эдификаторы,

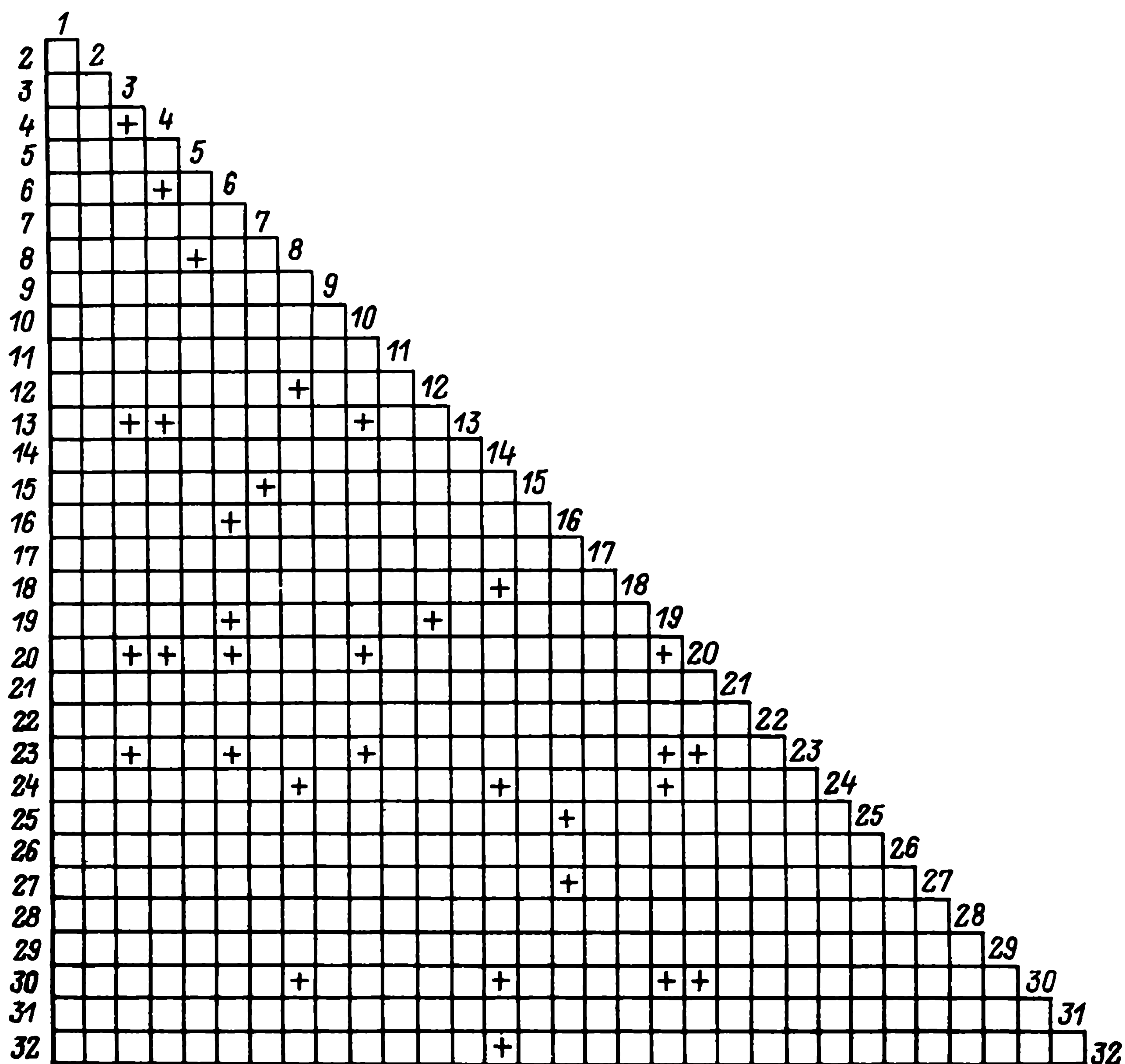


Рис. 28. Матрица достоверных по χ^2-критерию парных связей между таксонами в слое 0–10 м, использованная для выделения межвидовых комплексов графометрическим методом (достоверные связи отмечены крестами; цифры обозначают номер вида в списке, представленном в табл. 17).

что видно из таблиц 16 и 17. I комплекс имеет только три ведущих вида, что свидетельствует о большей связности между группировками комплекса в отдельных слоях воды по сравнению с группировками других комплексов. II и III сезонные комплексы имеют ведущие виды в пяти и, соответственно, четырех слоях. 1У сезонный комплекс, с минимальным числом элементов, также имеет пять ведущих видов. Общим для всех комплексов свойством является взаимозаменяемость таксонов во всех группировках отдельных слоев при стабильном числе элементов комплексов.

Для выделения сезонных комплексов в отдельных слоях воды использована типовая матрица (рис. 28). Аналогичные матрицы составлены для выделения комплексов в отдельных слоях воды. Остановимся на более полной характеристике I сезонного, наиболее многочисленного по количеству элементов и таксонов, комплекса, выделяющегося во всех исследованных слоях воды. В поверхностном слое 0–10 м комплекс состоит из 9 видов: Bryozoa sp. L, Oithona atlantica, Microcalanus pusillus, Euphausiacea sp., Microsetella norvegica, Oicopleura labradoriensis, Temora longicornis, Bivalvia sp. l., Metridia longa. Ведущий таксон – личинки Bryozoa sp. В этом слое в первый комплекс входят пять круглогодично встречающихся видов-эдификаторов:

O. atlantica, M. pusillus, Euphausiacea sp., Micr. norvegica, Metr. longa и два вида меропланктических: личинки Bryozoa sp. и Bivalvia sp., появление которых в планктоне наблюдается в осенне-зимний период. К этому же времени наблюдается развитие сезонных эдификаторов: T. longicornis и O. labradoriensis. При этом окончательно формируется осенне-зимний облик этой поверхностной группировки комплекса. Включение круглогодичных видов, обычно располагающихся в глубоких слоях воды, как, например, M. pusillus, и видов-индикаторов атлантических вод – O. atlantica и Micr. norvegica – связано, по-видимому, с подъемом к поверхности глубинных вод, где располагается ствол текущих с запада вод. Обычно предпочитаемые этими видами глубины составляют 50 м и глубже. Об этом же свидетельствует и среднегодовой индекс ширины ниши[1] этих видов (табл. 18), а также увеличение числа видов (Фомин, 1980) и видового разнообразия зоопланктона (Фомин, 1978) в поверхностных слоях. Здесь же следует указать, что включающиеся в комплекс виды-эдификаторы являются преимущественно тонкими фильтраторами, имеют смешанный тип питания и небольшие размеры тела.

В слое 10–25 м комплекс состоит из тех же видов, что и в слое 0–10 м, кроме выпадающей из него Metr. longa (что, кстати, подтверждает вероятность включения этого вида и близких к нему по батипатии за счет проникновения глубинных вод), а также добавляющихся к этим видам Harpacticidae sp., ювенильных Limacina helicina и плутеусов Ophiuroidea sp. Приуроченность комплекса к осенне-зимнему периоду остается прежней.

В слое 25–50 м элементы I комплекса представлены 9 таксонами: личинками Bryozoa sp., O. atlantica, M. pusillus, Micr. norvegica, O. similis, Calanus finmarchicus, Pseudocalanus elongatus, Sagitta elegans, Spio sp. L. Пять из них не входили в группировки комплекса в слоях 0–10 м и 10–25 м. Ведущим видом в группировке этого слоя является O. atlantica. Три новых элемента – виды-эдификаторы, встречающиеся круглогодично. Два элемента представлены таксонами, характерными для зимне-весеннего периода. В целом формирующуюся в слое группировку можно характеризовать как зимнюю среднеглубинную. В ней продолжают играть заметную роль таксоны, поднявшиеся с глубины, но преобладают виды, ширина ниши которых максимальна в средних слоях воды: O. similis, P. elongatus, т.е. те виды, которые отличаются эврибионтностью и широким распространением (табл. 18). Кроме личинок Bryozoa. sp., которые не питаются, и плотоядной S. elegans, все входящие в группировку слоя 25–50 м таксоны представлены видами-фильтраторами со смешанным типом питания, но предпочитающими растительную пищу различного размерного спектра.

Общей характеристикой всех трех описанных поверхностных группировок I сезонного комплекса является эпипелагическая зона распределения, принадлежность к осенне-зимнему сезону и преимущественно гетеротрофный тип питания.

В слое 50–75 м из прежнего состава 1 комплекса остаются только четыре вида: T. longicornis, личинки Bryozoa sp., личинки Bivalvia sp. и Metr. longa; последняя в этом слое становится ведущим элементом комплекса. К перечисленным таксонам здесь добавляется семь новых таксонов: Aglantha digitale, Dimophyes arctica, Themisto abyssorum, Acartia clausi, Ctenophora sp., Metridia lucens, Rathkea octopunctata. Пять из них – преимущественно хищничающие формы зоопланктона, два обладают смешанным типом питания. Как и группировки вышележащих слоев воды, формирующаяся в слое 50–75 м группировка относится к осенне-зимнему сезону (табл. 17). К

---

[1] Ниша понимается нами как возможность реализации видом некоторого гиперпространства за счет собственных структурно-функциональных возможностей. Ширина ниши – мера ее реализации.

этому времени наблюдается также и максимальная в году численность и встречаемость таких видов, как T. longicornis, P. elongatus, D. arctica, Metr. longa, Metr. lucens, A. digitale. В целом эта группировка комплекса может быть отнесена к гетеротрофной по типу питания, но с выраженным плотоядным компонентом. По-видимому, в этом слое основным фактором для формирования плотоядно-всеядной группировки является повышенное содержание органических остатков животного происхождения, позволяющее успешно существовать и видам-фильтраторам (T. longicornis, Metr. longa, Ac. clausi), и видам-хватателям (Th. abyssorum), и видам-высасывателям (A. digitale, Ctenophora sp., R. octopunctata).

В слое 75-100 м число элементов сокращается до 8 за счет уменьшения числа хищников. Эврифаги заменяются другими видами. Комплекс включает следующие таксоны: Metr. longa, Micr. norvegica, P. elongatus, Metr. lucens, S. elegans, D. arctica, Ctenophora sp. и личинки Bryozoa sp. Новые виды в комплекс не включаются. По трофическому статусу комплекс можно отнести к гетеротрофному. Существует он в данном слое в основном осенью и зимой, хотя два вида встречаются круглогодично. Ведущим элементом, как и в слое 50-75 м, является Metr. longa. Уменьшение количества элементов в этой группировке связано, вероятно, с сокращением количества доступной пищи.

Таким образом, в пелагическом сообществе южной части Баренцева моря реально существует и может быть статистическими методами выделен, а затем описан сезонный межвидовой комплекс зоопланктона, обладающий характеристиками, представляющими общее для таксонов, входящих в него, значение: временем существования, количеством элементов, едиными трофическими требованиями. Комплекс обладает собственными характеристиками и является межвидовой общностью, объединение в которую позволяет с максимальной полнотой реализовать таксонам планктона, входящим в него, свои морфологические, репродукционные и экологические возможности. Функционирование комплекса возможно благодаря присущей ему вертикальной структурированности, обеспечивающей всем таксонам комплекса максимальное использование водной толщи и заключенных в ней ресурсов. При этом полная эксплуатация среды гарантируется экологическими возможностями таксонов, входящих в комплекс. В нашем случае первым комплексом эксплуатируется пелагиаль южной части Баренцева моря в осенне-зимний период.

Не имея возможности подробнее описать вертикальные группировки остальных комплексов, остановимся лишь на их краткой характеристике. Это тем более представляется возможным потому, что принципиально структурные перестройки в комплексах следуют одному плану.

В вертикальные группировки II сезонного комплекса также входят круглогодичные виды-эдификаторы, сезонные виды-эдификаторы и виды-индикаторы сезона и зональности водных масс. Группировки состоят из 4-5 элементов. Таксономический состав комплекса включает виды с большими экологическими возможностями в использовании региональной системы. В качестве ведущих видов группировок выступают пять таксонов: L. helicina, Oncaea borealis, T. longicornis, P. elongatus, Euphausiacea sp. К замечательным реалиям комплекса относится включение хищничающих A. digitale и R. octopunctata в группировку, занимающую слой 10-25 м. Это замечательно потому, что именно здесь во второй половине лета (а именно к этому сезону приурочено функционирование комплекса) концентрируются запасы животной органики, используемой этими видами в пищу.

III сезонный межвидовой комплекс приурочен к весеннему периоду. В нем объединено 16 таксонов, из которых в различных слоях воды формируются 4-5 элементных вертикальных группировок. В комплексе сравнительно мало видов-эдификаторов, в нем хорошо представлены меропланктические виды, но более всего выражены виды плотоядные: Eukrohnia hamata, D. arctica, A. digitale,

Ctenophora sp., Th. abyssorum, Decapoda sp. Виды-хищники этого комплекса составляют основную часть группировок в слоях 0–10, 25–10 и 75–100 м, в то время как виды-фильтраторы контролируют слои 10–25 и 50–75 м. Одной из причин такого разделения может, на наш взгляд, служить стратификация вод, устанавливающаяся весной: образование термоклина, фронтальной зоны между поверхностной трансформированной водой региона и подстилающими водами атлантического происхождения. Образующийся деятельный слой при этом является наиболее благоприятной зоной откорма развивающегося гетеротрофного пико-, микро- и мезопланктона, на базе которого откармливаются хищничающие виды. По трофической структуре третий комплекс можно характеризовать как плотоядно-всеядный.

1У комплекс, в вертикальные группировки которого включаются 2–3 вида, можно охарактеризовать как специализированный. В нем 5 ведущих элементов, каждый из которых специфичен для определенного слоя воды: в слое 0–10 м – On. borealis, в слое 10–25 м – Metr. longa, в слое 25–50 м – Fritillaria borealis, в слое 50–75 м – Micr. norvegica, в слое 75–100 м – личинки Bivalvia sp. Комплекс не имеет выраженной приверженности к какому-либо сезону, и его группировки образуются, вероятно, на основе видов-эфемеров и тех из видов-эдификаторов, которые по каким-либо причинам не включаются в более мощные комплексы.

Предпринимая исследование, мы имели в виду получить представление о том, каким образом сообщество зоопланктона реализует задачу своего максимального процветания в условиях эксплуатируемой региональной системы. Одним из способов тактической реализации плана развития является, по-видимому, образование внутри сообщества пространственно-временных (сезонно-вертикальных) межвидовых комплексов. Их можно уподобить неким надвидовым общностям, контролирующим трофические сети (или энергетические связи) экосистемы. Их реальное существование в зоопланктонном сообществе есть следствие перекрывания экологических ниш в процессе их реализации, в частности, в стремлении использовать одно и то же пространство и время при использовании одного и того же ресурса, например пищи. Эта тактика функционирования сообщества, основанная на структурных перестройках в нем, приводящих к великому разнообразию пространственно-временных комплексов (группировок) планктона, позволяет сообществу максимально использовать потенциальные возможности среды обитания и оптимизировать биопродукционный процесс, сведя потери энергии на его течение к минимуму.

В южной части Баренцева моря около 200 чисто планктонных видов известных животных, не считая их жизненных форм и возрастных стадий, которые также участвуют в продукционном процессе в пелагиали. Нами использовано для анализа межвидовых связей только 32 из них. Понятно, что природные видовые комплексы зоопланктона включают много больше таксонов и много более сложны в структурной организации, ввиду чего использование естественных ресурсов экосистемы представляется в высшей степени полным. Использованный нами в качестве модельного район Баренцева моря не является, на наш взгляд, в чем-то сугубо особенным в суперэкосистеме северных морей, поэтому полученные на этом материале структурные данные (с учетом особенностей других регионов) несут в себе принципиальный смысл и имеют характер закономерности. Образование в пелагиали моря пространственно-временных (сезонно-вертикальных) межвидовых комплексов суть тактическое средство, осуществляемое за счет структурных перестроек в экосистеме и направленное на достижение стратегической цели максимального использования ресурсов экосистемы пелагиали при ее функционировании.

Глава 6

СИСТЕМАТИКА И ЭКОЛОГИЯ КРАЕВЫХ БАССЕЙНОВ

Экологические исследования в морских краевых бассейнах становятся все более актуальными в связи с возрастающим влиянием многообразной хозяйственной деятельности человека, в первую очередь на прибрежные экосистемы. Морское гидротехническое строительство – сооружение защитных дамб и плотин, эстакад и насыпей для прокладки дорог, создание рабочих бассейнов приливных электростанций (ПЭС) и т.п. – связано во многих случаях с необходимостью отсечения морских заливов, эстуариев, открытых участков прибрежных акваторий и сопровождается уменьшением в той или иной степени их естественного водообмена с морем.

Будучи частью неритической зоны океана, многие краевые бассейны отличаются высокой биологической продуктивностью и большими запасами хозяйственно ценных растений и животных. Благодаря многосторонним трофодинамическим связям, активным и пассивным миграциям гидробионтов экологическое влияние краевого бассейна распространяется и на соседние акватории. Перекрытие эстуариев может приводить к сокращению и полному исчезновению популяций проходных рыб, ограничению их ареалов. В промышленных и густо населенных районах увеличение гидрологической изоляции морского бассейна влечет за собой опасность повышения концентрации в воде загрязняющих веществ и эвтрофикации бассейна. При определенной критической величине снижения природного водообмена в зарегулированных бассейнах могут происходить тяжелые, вплоть до необратимых, повреждения экосистем и практически полная потеря биологических ресурсов – макрофитов, моллюсков, рыб и т.д.

В связи с проектами отсечения и зарегулирования водообмена морских акваторий перед экологией моря стоят следующие большие проблемы: 1) прогнозирование экологических изменений, включая разработку соответствующих методик экспертных оценок и экологического мониторинга, 2) предотвращение потерь биологических ресурсов и нежелательных изменений природной среды и 3) в более отдаленной перспективе – конструирование искусственных экосистем с заданными свойствами.

Экологическая экспертиза проектов, прогнозирование изменений в отсекаемых морских бассейнах и разработка практических рекомендаций должны базироваться на некоторой общей теоретической базе. На современном уровне знаний такую основу могла бы дать разработка типологии и систематики морских краевых бассейнов. В лимнологии, например, в развитие гидробиологической теории предложено множество классификаций, в том числе и по совокупности экосистемных характеристик водоемов, вполне удовлетворяющих потребности практики (Hutchinson, 1957; Квасов, 1986; Китаев, 1984, и др.).

В океанологии выделение крупных естественных районов океана и современные классификации морей в общем достаточно полно отражают характерные типы сочетаний важнейших океанографических признаков (Броцкая, Зенкевич, 1939; Зубов, Эверлинг, 1940; Муромцев, 1951; Зубов, 1956; Степанов, 1982; Гершанович, Муромцев, 1986). Однако систематика относительно небольших краевых акваторий сводилась главным образом к уточнению определений общепринятых физико-географических категорий: залив, бухта, эстуарий и т.д. Хотя в изучении

эстуариев и систематизации процессов взаимодействия морских и пресных вод достигнуты значительные успехи (Estuaries, 1967; Симонов, 1969; Пантюлин и др., 1983), наиболее важные с точки зрения эколога океанографические характеристики для всего многообразия краевых бассейнов были систематизированы недостаточно.

В этой главе, в заключительной ее части предлагается вариант классификации морских краевых бассейнов бореально-арктической зоны, отражающей закономерные изменения основных экосистемных биоокеанологических параметров в зависимости от морфологии, размерного класса и степени изоляции водоема. Наряду с использованием для решения задач экологического прогнозирования, параметрическая система краевых бассейнов может послужить моделью при реконструкции изменений прибрежных экосистем в процессе увеличения или уменьшения природной изоляции морских водоемов в истории океана.

6.1 Природные и искусственные морские бассейны Севера на разных этапах изоляции

В высоких широтах известно немало краевых водоемов, находящихся на разных этапах естественной изоляции от основного, более крупного морского бассейна или отсекаемых при строительстве различных гидротехнических сооружений. Акватории, отделяющиеся естественным путем, часто представляют собой глубоко врезанные в сушу узкие морские заливы, губы, фьорды или их вершины и боковые ответвления, имеющие глубину порядка десятков метров (Nordgaard, 1905; Дерюгин, 1915; Гурвич, Соколова, 1939; Сорокин, 1982). Это могут быть и вдающиеся в материк небольшие моря (например, Белое море) или очень большие, широкие морские заливы, сообщающиеся с океаном через относительно узкий и мелководный пролив. Такие водоемы имеют обычно свою собственную котловину, в пределах которой по составу населения могут выделяться даже свои вертикальные зоны по аналогии с океаническими: псевдобатиаль, псевдоабиссаль (Дерюгин, 1928: Зенкевич, 1947; Андрияшев, 1974). Сюда относятся и небольшие прибрежные ковши, лагуны и озера, уже утратившие или имеющие только периодическое, во время высоких (сизигийных) приливов, или частичное сообщение с морем через фильтрующую перемычку (Дерюгин, 1925; Крепс, 1927; Гурьянова, Ушаков, 1928; Реликтовое озеро Могильное, 1975).

К искусственно, частично или полностью, изолированным морским акваториям относятся бассейны приливных электростанций (ПЭС), заливы и эстуарии, защищаемые дамбами от наводнений (например, в Финском заливе), отсекаемые дорожными насыпями и т.п. (Иванов и др., 1983; Бернштейн и др., 1987). Частично перекрытые узкостью или подводным порогом водоемы глубиной до 30–50 м и более, особенно те, которые принимают значительный пресный сток, в условиях северного климата в течение большей части года имеют, как правило, повышенную вертикальную стратификацию вод. В какой-то степени она зависит от размеров водоема (соотношения площади акватории и глубины) в связи с разной силой ветрового и приливного перемешивания. Летом в сравнительно небольших водоемах, например в узкой (до 1.5–2 км) губе Ивановской Баренцева моря длиной около 20 км и глубиной до 55 м поверхностный слой прогрет (до 11–12 °С и более) и сильно опреснен (в слое 0–10 см – до 3–10‰), но на глубине около 15 м и до дна лежат уже охлажденные до отрицательной температуры (минус 0.1–0.7 °С) воды нормальной морской солености. В таких переуглубленных, отделенных порогом краевых морских бассейнах на глубине при постоянной отрицательной температуре обитает холодноводная арктического облика фауна (котловина Белого моря), выходя даже за пределы Арктической биогеографической области (фьорды Норвегии) (Nordgaard, 1905).

В меромиктических водоемах с повышенной стратификацией, водообмен которых с открытым морем затруднен мелководным порогом или иной преградой, в результате деятельности бактерий-сульфатредукторов в донном осадке и воде котловины может накапливаться сероводород. Осадок заражен обычно сильнее, чем вода, имеет на поверхности черный налет; черный цвет по всей его толще указывает на постоянство заражения. Примером крайнего проявления такой изоляции водоема может служить озеро Могильное на о-ве Кильдине в Баренцевом море, которое отделено от моря фильтрующей перемычкой. В этом озере происходят слабые колебания уровня (около 5–7 см) в такт полусуточному морскому приливу высотой 2.8–3.3 м. Вертикальная стратификация вод выражена крайне резко и сохраняется круглый год. Средний (промежуточный) слой воды, ниже сильно опресненного поверхностного, населен остатками морской фауны. Глубже 9–12 м в воде и донных осадках накапливается сероводород (Дерюгин, 1925; Реликтовое озеро Могильное, 1975).

Сходные экологические условия, по-видимому, были в губе Кислой Баренцева моря (Западный Мурман) в 1965–1968 гг., когда в течение 4 лет строительства опытной ПЭС она была временно отгорожена от моря фильтрующей дамбой-банкетом (Семенов и др., 1984). Судя по материалам „Гидропроекта" (Бернштейн и др., 1972), суточные колебания уровня в бассейне Кислогубский ПЭС (глубиной 36 м и площадью акватории около 1.1 км^2) под влиянием морского прилива были того же порядка (7–10, максимум 20 см), что и в оз. Могильном. Очевидно, сильное поверхностное опреснение еще в тот период уничтожило почти всю морскую растительность и фауну до глубины 3–4 м, глубинные воды котловины испытали сероводородное заражение.

В дальнейшем после разборки временной дамбы (Бернштейн и др., 1972) и с переходом к опытно-эксплуатационному режиму работы ПЭС при пониженном приливном водообмене – от 15–20 до 30–50% от естественного, до сооружения станции, экологические условия улучшились, но полного восстановления морских сообществ прибрежной зоны и глубин котловины до прежнего уровня (Гурьянова и др., 1930; Кузнецова, Зевина, 1967), по-видимому, так и не произошло (Бернштейн и др., 1987).

В последнее время повторные сильные заморы имели место в 1981–1982 гг. в результате несоблюдения проектного режима эксплуатации ПЭС. Приливный водообмен понижался до 10% и менее. Допускались длительные остановки станции при закрытых водоводах. В итоге общее число видов растений и животных бентоса, сравнительно медленно реагирующего на изменения условий, уменьшилось почти вдвое – с 228 до примерно 120. Остатки морской фауны сохранялись в самые неблагоприятные периоды в подповерхностном и промежуточном водных слоях (бентос – в зоне соприкосновения их с дном) на глубинах от 4–5 до 12–15 м, в основном в биоценозе известковой кораллoвидной водоросли – ветвистого литотамния (Семенов и др., 1984).[1] Интересно отметить, что в губе Кислой даже при полном ее отсечении, как и в оз. Могильном, сохранялась местная треска.

В естественных водоемах-аналогах с узким горлом и мелководным порогом: в кутовом ковше (Кота-Ярви) губы Ара на западном Мурмане (Гурьянова и др., 1930б), в губах Черной на Новой Земле (Гурьянова, Ушаков, 1928) и Ивановской на Восточном Мурмане (наши данные), при уменьшенной до 30–50% и менее величине прилива и соответственно пониженном водообмене с морем сохраняется в целом морской облик флоры и фауны, но растительность и население имеют специфический видовой и количественный состав. Отличается распределение сообществ,

---

[1] Позднее по нашим рекомендациям приняты решения по нормализации работы ПЭС. В настоящее время вводится новый, оптимальный для этой станции режим регулирования в среднем при 50% приливного водообмена от естественного, что должно предотвратить в дальнейшем заморные явления и позволяет надеяться на частичное восстановление морской экосистемы.

продуктивность экосистемы понижена, биологические ресурсы обеднены. Как и в бассейне ПЭС, площадь литорали (особенно пологой, илисто-песчаной) значительно сокращается, верхняя ее часть обычно превращается в периодически затопляемый соленый марш, или лайду; нарушается вертикальная зональность в распределении видов растений и животных (Гурьянова, Ушаков, 1928; Семенов и др., 1985; Жуков, 1986; Семенов, 1986а).

В бассейне опытной ПЭС при аналогичном снижении относительного водообмена, но кроме того, и при нестабильном в течение года режиме уровней, литоральные биоценозы угнетены сильнее, чем в водоемах-аналогах. Биоресурсы - заросли фукоидов, поселения мидий, модиолуса, исландского гребешка и др. - в прежнем объеме не восстанавливаются. Не формируются и специфические для условий пониженного водообмена сообщества бентоса, характерные для отделенных от моря мелководными порогами водоемов, хотя и происходит частичное замещение отдельных морских видов солоноватоводными и пресноводными на литорали. Продуктивность экосистемы, судя по биомассе и темпам роста отдельных видов (Семенов и др., 1986а), снижается примерно на 1-2 порядка.

Более 70 лет назад искусственно отсеченный водоем, подобный оз. Могильному, образовался в Канда-губе - в вершине Кандалакшского залива Белого моря (Галкина и др., 1963; Иванов и др., 1983). Сначала в 1915 г. вся Канда-губа была отделена от Кандалакшского залива железнодорожной дамбой, в результате чего сильно сократился ее внешний водообмен. Затем в середине 60-х годов кутовая часть губы глубиной до 22 м была отсечена еще одной дорожной насыпью и превратилась в меромиктический водоем. Верхний практически полностью опресненный слой воды (миксолимнион) толщиной 1-9 м населен почти исключительно пресноводными видами. Из морских обитателей в этом водоеме встречаются только 2 эвригалинных вида: бокоплав *Pontoporeia affinis* и полихета *Laonice cirrata*. Глубже 8-10 м, ниже слоя хемоклина залегает морская вода (соленость 13.8-21.9‰), насыщенная углекислотой (до 120 мг/л) и в нижних слоях - сероводородом (до 7-8 мг/л), где обитают лишь анаэробные бактерии (Иванов и др., 1983). В центральной, менее опресненной части губы, глубиной до 17-21 м и отделенной от внешней, морской части узкой мелководной протокой, также имеется глубинная заморная зона, зараженная сероводородом. Эта часть губы имеет смешанную - пресноводную, солоноватоводную и морскую фауну. Последняя представлена небольшим числом видов. Морская часть губы, сообщающаяся с Кандалакшским заливом через узкий проход в фильтрующей железнодорожной дамбе, населена преимущественно морским бентосом; пресноводная фауна - в основном личинки хирономид, ручейников и некоторые моллюски - обитает на литорали и в верхней части бентали до глубины 1-3 м, где образует вместе с морской фауной смешанные биоценозы (Иванов и др., 1983).

В целом в Канда-губе насчитывается примерно такое же число видов бентоса (126), как и в губе Кислой после ее зарегулирования. Вовсе не обнаружены представители таких морских групп как мшанки, иглокожие, брахиоподы, декаподы, пантоподы. Очень редки губки, гидроиды, усоногие ракообразные, асцидии и др. Биоценозы количественно обеднены, биомасса бентоса не превышает 60 г/м^2 и составляет обычно единицы г/м^2 (Иванов и др., 1983). Продуктивность экосистемы по сравнению с открытыми районами Кандалакшского залива (Бабков, Голиков, 1984), очевидно, понижена в десятки раз ввиду отсутствия литоральных макрофитов. Ихтиофауна насчитывает около 10 пресноводных и морских видов, популяции их по структуре весьма разнородны и в среднем имеют низкие размерно-весовые показатели (Иванов и др., 1983).

В литературе содержится немало сведений и по другим краевым бассейнам: открытым заливам, норвежским фьордам, таким водоемам, как внутриматериковая часть Белого моря, соизмеримая, например, с заливом Унгава или бассейном Фокс в Канадской Арктике, не говоря уже об огромном Гудзоновом заливе площадью 520 тыс. км^2. Ниже эти сведения приводятся при обсуждении соответствующих системных параметров.

6.2. Анализ экологически значимых признаков и системных параметров краевых бассейнов

Все морские бассейны бареально-арктического климатического пояса относятся к водоемам с положительным пресным балансом (Гершанович, Муромцев, 1986), их материковый сток намного превышает испарение. Поэтому здесь и анализируются соответствующие только этому общему типу водоемов экосистемные признаки, которые можно подразделить на геоморфологические, гидрологические и биологические.

Среди геоморфологических характеристик наибольшее значение имеют линейные размеры и форма в плане, степень открытости или замкнутости бассейна, наличие или отсутствие узкого и длинного изолирующего пролива-горла, изрезанность берегов, некоторые морфометрические соотношения, глубина, наличие (или отсутствие) котловины, обычно в сочетании с порогом у входа, глубина над этим порогом.

К основным гидрологическим факторам относятся: преобладающий тип водообмена с морем, параметры прилива, характер водооборота объема приливной призмы (полный или частичный за один цикл), степень относительного приливного водообмена (для полнооборотного полуизолированного бассейна), циркуляция вод (преимущественно горизонтальная либо вертикальная с апвеллингом) в зависимости от размеров и других факторов, объем пресного стока, степень и стабильность стратификации вод (от слабой, неустойчивой до сильной летней, исчезающей зимой, или стабильной круглый год), тип конвективного перемешивания.

Из наиболее важных биологических характеристик отметим следующие. Главный продуцирующий эргоцен (планктон или бентос, соотношение их вкладов), общая величина продукции. Структурные особенности живого покрова: биогеографический состав биоты, его количественные характеристики (общее число видов, соотношение морских, солоноватоводных и пресноводных элементов, биогеографических группировок и др.), вертикальная зональность (флоро-фаунистическая и биономическая). Состав и распределение сообществ, их количественные характеристики, структура доминирования, характер трофической зональности бассейна и трофическая структура сообществ и т.д.

Следует отметить, что далеко не все указанные черты бассейнов изучены в равной степени, соответственно и уровень обобщения не может быть во всех отношениях одинаков. Многие океанологические параметры и биологические системные признаки прямо или косвенно зависят от размеров, морфометрических соотношений и степени открытости или замкнутости, изоляции бассейна.

Размеры и морфология бассейна

Площадь акватории, протяженность и форма бассейна имеют значение как фактор, определяющий возможность установления собственной стационарной системы циркуляции (горизонтальной, типа геострофической, или преимущественно вертикальной), высоту ветровых и приливных волн. От размеров внутриконтинентального краевого бассейна (а также длины его горла) зависит, как будет показано ниже, характер приливного водооборота и, следовательно, степень гидрологической изоляции. С другой стороны, морфометрические параметры водоема в значительной мере определяют его биопродукционные возможности.

Для их оценки К.М. Хайлов (1982) предложил использовать величину S/V водоема (где S – поверхность зеркала, V – объем), которая хорошо коррелирует с общей биологической продуктивностью, отнесенной к единице площади акватории, очень широкого размерного ряда водоемов (от малого озера до Мирового океана в целом). Корреляция объясняется тем, что величина S/V является пока-

зателем относительной обеспеченности водоема граничными поверхностями, от которой в свою очередь функционально зависит биологическая продукция.

Легко, однако, видеть, как и показано К.М. Хайловым, что это отношение S/V лучше всего будет коррелировать с первичной продукцией фитопланктона на единицу площади. Для продукции литоральных макрофитов, микрофитобентоса и всей прибрежной экосистемы, доля которой в общей продукции водоема возрастает пропорционально уменьшению площади бассейна, очевидно, значение имеет относительная протяженность литорального контура, т.е. P/S или P/V, где P – периметр бассейна (Семенов, 1986).

По характеру очертаний и степени вреза в сушу выделяются следующие формы заливов (Зубов, 1956).

Округлые заливы, которые можно было бы характеризовать как излучины берега. Ширина входа равна или больше углубления залива в сушу.

Воронкообразные заливы. Ширина входа приблизительно в 2–3 раза меньше глубины вреза в сушу.

Удлиненные заливы.[2] Ширина во много раз меньше длины (фьорды, губы).

Разветвленные заливы. В качестве примера приводится мелководный залив Порт-Джексон (Сидней) в Австралии длиной более 8 миль (15 км), которому подошло бы северное название „губа" К разветвленным заливам относятся многие фьорды.

При подразделении бассейнов на размерные классы небольшие заливы, губы, бухты, лагуны, внутренние ковши в морях с приливами, очевидно, целесообразно выделять по признаку полнооборотности объема их приливной призмы (см. с. 119). Труднее отделить крупные заливы, внутриматериковые бассейны и внешние части больших фьордов, их внутренних бассейнов. Один из возможных подходов для подразделения – это принять во внимание различные типы собственной циркуляции вод бассейна: преимущественно горизонтальной в больших бассейнах и главным образом вертикальной или наклонной в бассейнах среднего и небольшого размера.

Применительно к проливам обменного типа, в которых вода движется в противоположных направлениях, было показано, что водообмен в вертикальной продольной плоскости устанавливается лишь при определенной ширине пролива меньше критической. Н.Н. Зубов (1956) теоретически установил, что при прочих постоянных условиях (угловая скорость вращения Земли, ускорение свободного падения) критическая ширина прямо пропорциональна относительной разности плотности вод прямого и обратного течений и площади поперечного сечения пролива и обратно пропорциональна географической широте, разности скоростей противоположно направленных потоков и в конечном счете – общему расходу пресного стока. Сделав подстановку и преобразование его формул (1–3) (Зубов, 1956, с. 122, 123), приближенно получим критическую ширину

$$B = \sqrt{\frac{Qg(\rho_2 - \rho_1)}{\rho_2 \omega (V_1 - V_2) \sin \varphi}} \qquad [6.1]$$

где Q – площадь поперечного сечения пролива, g – ускорение свободного падения (9.81 м/с^2), ρ_1 и ρ_2 – плотности вод (г/см^3) и V_1, V_2 – скорости (м/с) противоположно направленных потоков, ω – угловая скорость вращения Земли (с$^{-1}$), φ – географическая широта.

Можно полагать, что формула Н.Н. Зубова применима и для нижних устьевых и средних частей открытых заливов и губ, где можно выделить противоположно направленные потоки, и для закрытых удлиненных заливов (фьордов), где имеются стоковые течения и компенсационные противотечения. Из формулы [6.1], в част-

---

[2] У Н.Н. Зубова – „вытянутые" заливы; этот термин не рекомендуется действующим ГОСТом по океанологии.

ности, следует, что даже очень длинные, в десятки и сотни километров, фьорды при их относительно небольшой ширине и значительной глубине гидрологически должны будут относиться скорее к средним, чем крупным заливам.

Степень открытости или замкнутости бассейна

Степень открытости так же, как размеры и форма краевой акватории, определяют характер изменения прилива и подверженность прибрежной зоны, ее растительности и населения действию ветровых волн и прибоя. Нейман (Neumann, 1953 и др. работы) нашел зависимость между расстоянием, временем действия, скоростью ветра и элементами ветровых волн; соответствующие таблицы и номограммы приводятся также Г. Дитрихом (1982). Е.Ф. Гурьянова, И.Г. Закс и П.В. Ушаков (1928, 1929, 1930а, 1930б; Гурьянова, Ушаков, 1928, 1929), изучавшие баренцевоморскую литораль, установили 5 степеней прибойности – от открытого океана до закрытых бухт и вершин заливов, соответствующих основным бинономическим типам литоральных экосистем субарктической и высокобореальной зоны.

К наиболее благоприятным для развития жизни относятся III и 1У степени прибойности, характерные для достаточно удаленных от океана или прикрытых от волнения частей открытых губ и заливов, где ветровое волнение создает подвижность вод, но повреждающее действие прибоя отсутствует или очень слабое. Полностью же закрытые, полуизолированные ковши, лагуны и совсем затишные бухточки (У степень) менее благоприятны для развития основных литоральных продуцентов – макрофитов и сопутствующей им микрофлоры обрастателей и фауны; так же и в слишком большом удалении от открытого моря наблюдаются качественное обеднение фауны и флоры (эффект фьорда), обратная зональность фукоидов (Ascophyllum nodosum располагается выше Fucus vesiculosus), снижение продуктивности экосистемы.

В частности, при изучении прибрежных биоценозов губы Чупы Белого моря, достаточно открытой, но в целом неплохо защищенной от морского прибоя, было показано, что общая годовая продукция экосистем открытых участков губы (6900 кДж/м^2) в среднем намного, почти в 7 раз, превышает таковую закрытых бухт (970 кДж/м^2 в год) главным образом за счет очень высокой первичной продукции водорослей-макрофитов (Голиков и др., 1985). Авторы высказали предположение, что существует поток энергии от экосистемы открытых участков губы к закрытым.

Тип водообмена

По характеру водообмена различаются следующие бассейны: 1) с приливным водообменом, при котором приливные составляющие течений преобладают над остальными; 2) с преобладающим стоково-компенсационным водообменом (циркуляция главным образом в вертикальной плоскости); 3) с преобладающим круговым, циркуляционным в плане водообменом в основном за счет конвекционных (горизонтальных плотностных), а также более или менее постоянных ветродрейфовых течений. В конкретных условиях нередко трудно бывает выделить преобладающий тип водообмена, накладывается влияние барических эффектов, сгонно-нагонных явлений.

В рабочих бассейнах ПЭС, в краевых полуизолированных бассейнах небольших размеров в умеренной и субарктической зоне (кроме, может быть, внутренних частей длинных фьордов) почти всюду преобладает первый тип водообмена. В бассейнах с большим пресным стоком большое значение имеют поверхностные стоковые (сливные) течения и компенсационные, чаще придонные, противотечения, например в Балтийском море и Белом, особенно в его Горле (Тимонов, 1929, 1947; Доб-

ровольский, Залогин, 1982), во многих норвежских фьордах (Nordgaard, 1905; Braarud, Ruud, 1937; Saelen, 1962, 1967; Gade, 1963), в Кольском заливе (Дерюгин, 1915). Третий тип водообмена более характерен для больших заливов-излучин и открытых морских бассейнов. Преобладающий тип горизонтального или вертикального циркуляционного водообмена зависит от гидрологической ширины бассейна.

Параметры прилива

В узко прибрежной зоне в первую очередь характер прилива определяет вертикальное распределение литоральных сообществ бентоса и общую биологическую продуктивность литорального контура. Параметры прилива зависят от сопротивления на входе в бассейн и конфигурации подводного ложа бассейна и его берегов, поэтому в открытых и закрытых (с узким входом) бассейнах они сильно различаются.

Широкие и глубокие заливы открытого типа с достаточной шириной входа или большой общей площадью сечения проливов и малым волновым сопротивлением на входе имеют свободный, нормальный для данного района приливный водообмен. Величина (высота волны) прилива такая же, как и в соседних районах открытого моря, или отличается незначительно.

Открытые на входе и удлиненные мелководные заливы и губы с повышенным сопротивлением ложа распространению волны, например с плавно повышающимся по направлению к вершине рельефом и постепенным сужением бассейна, имеют аномально высокий прилив и соответствующие скорости приливных течений. Как установлено теорией и хорошо обосновано натурными наблюдениями (Airy, 1845; Defant, 1919; Lamb, 1932; Шулейкин, 1933; Doodson, Warburg, 1941; Зубов, 1956, и др.), постепенное уменьшение глубины и ширины канала или залива приводит к значительному увеличению амплитуды и уменьшению длины приливной волны. Периодичность приливов остается, как правило, неизменной, но появляются вторичные составляющие колебаний с меньшими периодами (кратными периодам основных составляющих), которые искажают правильный, синусоидальный профиль приливной волны открытого моря. Сокращение длины волны сопровождается уменьшением скорости ее распространения и запаздыванием приливов по фазе.

При длительном движении приливной волны по мелководью в наибольшей степени проявляется нарастание амплитуды вторичной гармонической составляющей (M_4) с периодом в 1/4 лунных суток, и в результате наложения колебаний профиль приливной волны становится неправильным, резко асимметричным. Теоретически, как следует из анализа орбитального движения частиц воды (Шулейкин, 1933), подъем воды идет вдвое быстрее – 4 ч 8 м, чем ее падение – 8 ч 17 м. В природе это явление можно наблюдать в вершинах Мезенского и Кандалакшского заливов и в наиболее явном виде – у входа в Нильмо-губу Белого моря, за Вторыми порогами в губе Ивановской Баренцева моря. Вследствие асимметрии приливной волны в открытых мелководных заливах скорости течений во время роста уровня могут быть выше, чем во время падения, что имеет определенное значение для перемещения осадочного материала, детрита и т.п. (Postma, 1967).

В некоторых случаях вторичная составляющая прилива (M_4), по-видимому, может проявляться самостоятельно. Вероятно, это известное во многих районах Двинского залива Белого моря явление так называемой манихи „(„вода манит"), когда быстро прибывающая вода задерживается на определенной высоте, затем наблюдается кратковременный спад воды, после которого прилив продолжается с прежней скоростью. Сложением основных (M_2, S_2) и вторичных (M_4, S_4) составляющих колебаний объясняются двувершинные приливы в районе Портленда и Саутгемптона в Английском канале (Doodson, Warburg, 1941; Heaps,

Adams, 1975). А.И. Дуванин (1960) выделил самостоятельный аномальный тип двойных полусуточных приливов. В природе приливные явления значительно осложняются наложением отраженных волн и собственных колебаний поверхности бассейна, действием сил Кориолиса и трения, влиянием конфигурации берегов и морфологии дна залива. В итоге в заливах устанавливается сложная система прогрессивно-стоячих волн (Некрасов, 1987).

Амплитуда прилива может возрастать и вследствие гидравлического резонанса (Некрасов, 1987), что характерно для залива Фанди на побережье Канады, Ла-Манша, Эгейского моря (Дитрих, 1962); это отмечалось и для вторичной приливной волны (M_4) в Кандалакшском заливе Белого моря (Шулейкин, 1933). Как результат взаимодействия разных причин, в вершинах некоторых крупных открытых заливов амплитуда прилива увеличивается в 2-3.5 раза по сравнению с приливом у их входа. Примеры таких акваторий - тот же залив Фанди, Бристольский залив с эстуарием реки Севёрн на юго-западе Англии, залив Сен-Мало на севере Франции, Мезенский залив в Воронке Белого моря, Тугурский залив и Пенжинская губа в Охотском море и др.[3] С увеличением высоты прилива возрастает ширина литоральной зоны, где сосредоточены наиболее продуктивные морские биоценозы. При отсечении глухой плотиной вершины залива, где обычно сосредоточены большие по площади осушки, изменяются его диссипативные свойства, меняются условия отражения и параметры колебаний в оставшейся открытой части залива (Некрасов, 1987). Амплитуда прилива может изменяться в разных местах как в сторону увеличения, так и уменьшения. Подробнее этот вопрос рассматривается в специальной литературе (см.: Некрасов, 1987; и др.).

Заливы и бухты замкнутого типа, отсеченные бассейны. По утверждению А.В. Некрасова, внутри отсеченного плотиной бассейна с водообменом через отверстия ограниченного суммарного сечения (например, при работе приливной электростанции) колебания уровня в значительной степени утратят волновую природу и будут определяться гидравлическим процессом наполнения-опорожнения. При небольших размерах бассейна и слабой диссипации на однородные по площади „объемные" изменения уровня будут накладываться слабые вынужденные колебания типа стоячей волны, а при относительно больших размерах бассейна его реакция приобретает характер смешанной, прогрессивно-стоячей волны с запаздыванием прилива от плотины в сторону вершины бассейна (Некрасов, 1987).

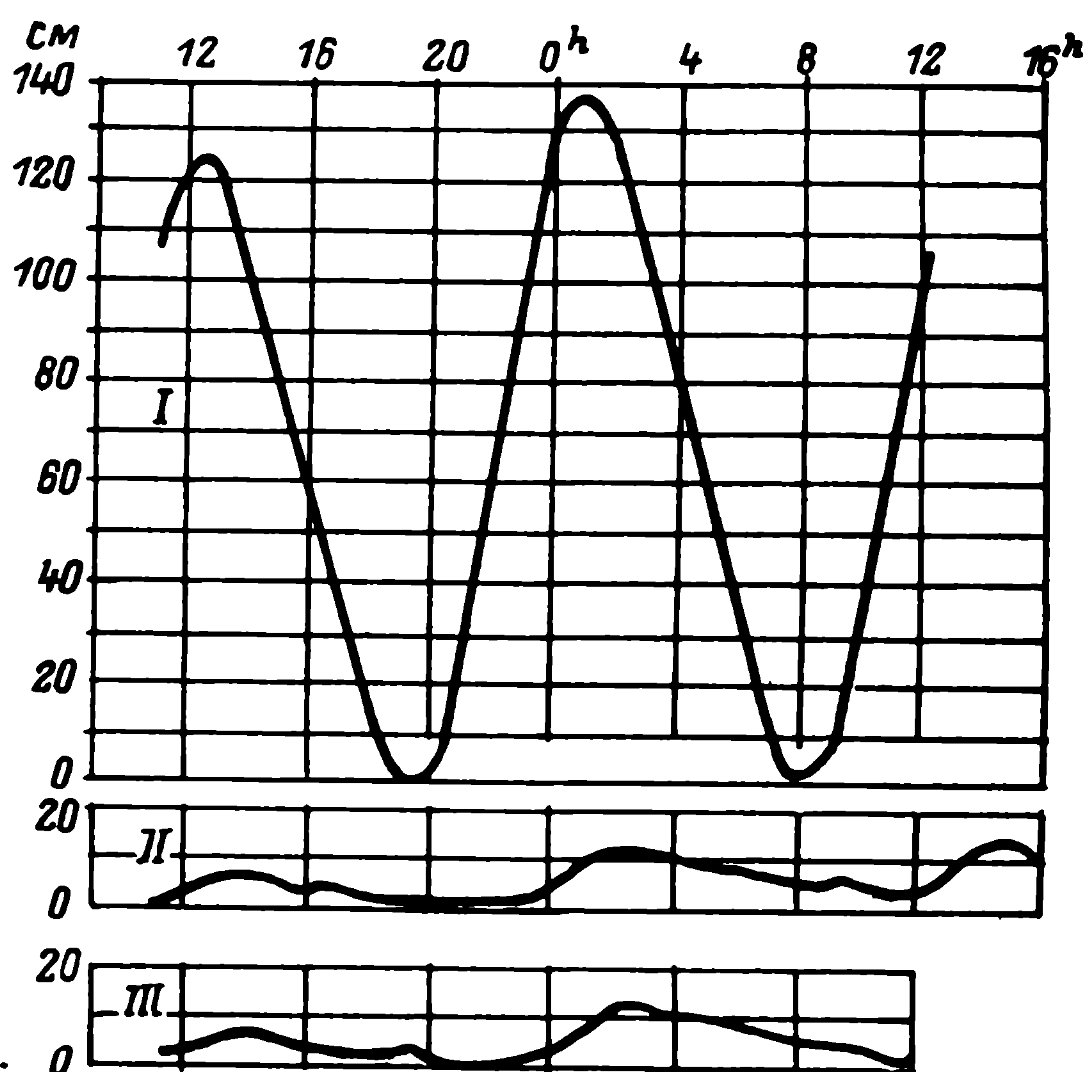
Эти замечания вполне справедливы для ряда вариантов двух- и трехбассейновых схем ПЭС и для однобассейновых установок одностороннего действия, а также для циклов регулирования двустороннего действия - с продолжительными, свыше 1-2 часов, задержками уровней либо медленными плавными или ступенчатыми их изменениями в течение нескольких суток. Однако при нормальном шеститактном цикле работы, рекомендованном нами по экологическим показаниям (Семенов, 1986б), и при некоторых других регулярных циклах, имитирующих естественный полусуточный (или природный суточный) прилив, колебания уровней даже в небольшом отсеченном бассейне можно рассматривать как волновой процесс. В этом случае в соответствии с принципом Гюйгенса (Шулейкин, 1933) водоводы ПЭС действуют как вторичный генератор приливных колебаний. Судя по совмещенным мареограммам „море-бассейн Кислогубской ПЭС", при длительной работе ПЭС в установившемся режиме двустороннего действия без ограничений по напорам в спектре приливных колебаний бассейна сохраняются основные компоненты, характерные для астрономического прилива в море. Отсюда следует важный вывод о применимости к полуизолированным и зарегулированным бассейнам концепции орби-

---

[3] В заливе Сен-Мало в 1967 г. была введена в эксплуатацию ПЭП Ранс. Для залива Фанди и эстуария реки Севёрн уже давно разрабатываются проекты крупных приливных электростанций, интерес к которым вновь возрос в последние годы. Разрабатывается проект Мезенской и в перспективе - Пенжинской ПЭС (Бернштейн и др., 1987).

Рис. 29. Ход приливных уровней в открытом море (I) и двух мелководных лагунах (II, III) Белого моря, отделенных мелководным порогом (по, Гурвич, Соколова, 1939).

Гребень порога – примерно на уровне низкой полной воды. Отметка нуля глубин в лагунах примерно соответствует уровню 120 см в открытом море. По оси абсцисс – время, ч.



тальных движений частиц воды в процессе приливных колебаний уровня и уравнений для определения параметров этих движений (Шулейкин, 1933; Крылов, 1946; Зубов, 1956; Тимонов, 1959; Некрасов, 1970а, 1970б).

Объем приливной призмы[4] в лагунах и ковшах, отделенных от акватории крупного залива или открытого моря мелководным порогом, и характер их водообмена сильно зависят от высоты гребня порога, глубины над ним.

При положении гребня порога или перемычки на высоте около или несколько выше уровня низкой полной воды водообмен изолированного бассейна с морем может осуществляться только при высоких сизигийных приливах, а также при сильном ветровом нагоне или штормовом прибое.

Так, наблюдениями Г.С. Гурвича и Е.В. Соколовой (1939) в двух небольших лагунах в Белом море, имеющих общее протяжение около 1 км, установлено, что величина прилива колебалась в них от 3.5 до 12 см при колебаниях приливных уровней в море от 126 до 140 см (в промежуток и период больших квадратурных приливов). При мелководном асимметричном приливе в этом районе моря (время подъема уровня 4 ч 50 м–5 ч 10 м, время падения 7 ч 10 м–7 ч 40 м) прилив в лагунах был еще более асимметричным: время подъема воды составляло от 1 ч 30 м до 3 ч 30 м, а время спада – от 9 ч до 9 ч 30 м (рис. 29). Во время прилива течение в протоке, соединяющей лагуны с морем, менялось при достижении отметки уровня 120 см, и вода начинала вливаться в первую лагуну, уровень в обеих лагунах сразу же, практически синхронно начинал подниматься (несмотря на то, что имеется порог с глубиной 0.8 м, разделяющий первую и вторую лагуны). Отлив в лагунах и обратное течение в мелководной протоке начинались лишь после падения уровня в море до отметки 120 см. При самых низких квадратурных приливах в море приливов в лагунах не было вовсе.

На этом примере мы видим, что асимметрия прилива в лагуне с мелководным порогом является следствием совершенно иной причины, чем на мелководье большого открытого залива. Векторы течений в протоке меняют направление в моменты малых и полных вод в лагуне, как при стоячей волне, а не вблизи моментов средней воды, как при поступательной приливной волне в открытом море. Почти синхронный рост и падение уровней в обеих лагунах указывают на волновую природу явления. В протоке, соединяющей лагуны с морем, скорость течений в отлив намного больше, чем в прилив, вследствие значительно большего перепада уровней во время отлива, поскольку уровень воды в лагунах из-за сопротивления порога падает медленнее, чем в море.

---

[4] Часть объема бассейна между уровнями полной и малой воды; положение их, а следовательно, и объем приливной призмы, меняются с величиной прилива в течение месяца и года в зависимости от фаз луны и прочих условий.

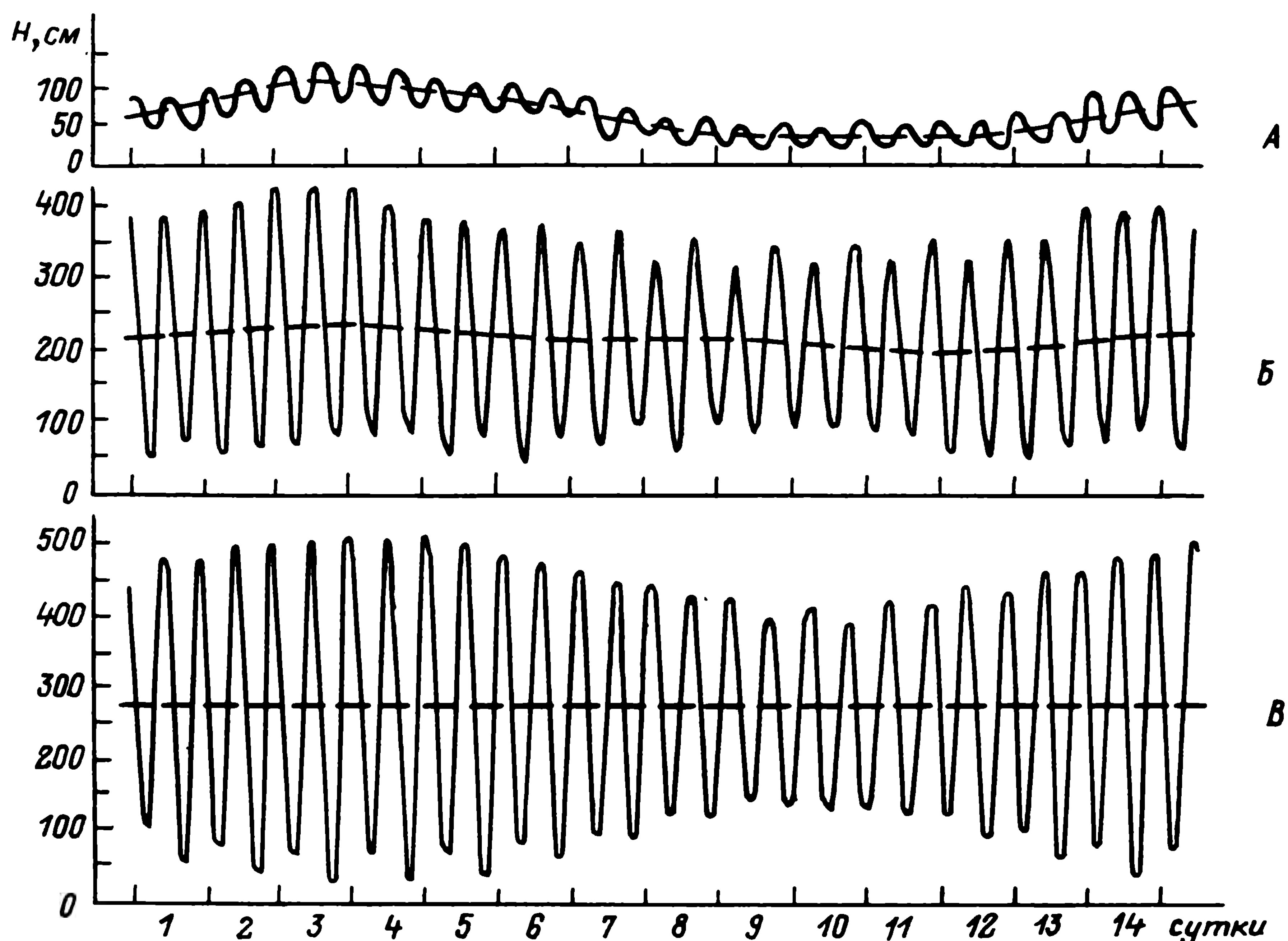


Рис. 30. Ход приливных уровней в верхней (А), центральной (Б) и открытой (В) частях удлиненной губы, разделенной порогами.

Гребень порога, отделяющий средний бассейн от нижнего, находится на глубине около 2 м; гребень порога между верхним и средним бассейнами – около отметки среднего уровня моря или несколько выше. Отчетливо видна медленная волна колебаний среднесуточного уровня с полумесячным периодом, соответствующая неравенствам приливов от сизигии до квадратуры. Отметки нуля глубин условные.

Сходную картину мы наблюдали в верхнем, третьем по направлению от устья к вершине бассейне губы Ивановской, отделенном от средней части губы мелководным порогом,[5] высота которого примерно соответствует или несколько выше среднего уровня моря (СУМ). Прилив в среднем (втором) бассейне губы, который отделен от самой нижней, свободно сообщающейся с морем части губы, более глубоководным, около 2 м ниже 0 глубин порогом, – полусуточный мелководный с асимметрией примерно 5 7 и пониженной величиной (3.3–3.5 м против 4.4–4.6 м в открытом море в сизигию). В третьем бассейне, выше мелководного порога, прилив становится еще более асимметричным (1 2). Величина его составляла от 6–15 см в квадратуру до 40–60 см в сизигию, или не выше 13–17% величины прилива в среднем бассейне (№2) и 9–13% от прилива в открытом море (рис. 30).

При этом были прослежены волнообразные колебания положения среднесуточного уровня в верхнем бассейне с периодом в половину лунного месяца и высотой волны около 0.6 м (рис. 30,А). Фактически выделяются долгопериодные приливные колебания, обусловленные циклическим изменением в течение месяца разности фаз главных астрономических составляющих M_2 и S_2 в случае полусуточных основных приливов (или составляющих K_1 и O_1 при суточных приливах). Периоды этих результирующих колебаний равны соответственно 14.78 или 13.66 суток.

---

[5] Местное название – „Вторые пороги", хотя на самом деле этот порог третий по счету, начиная от глубоководного (27 м) порога в устье.

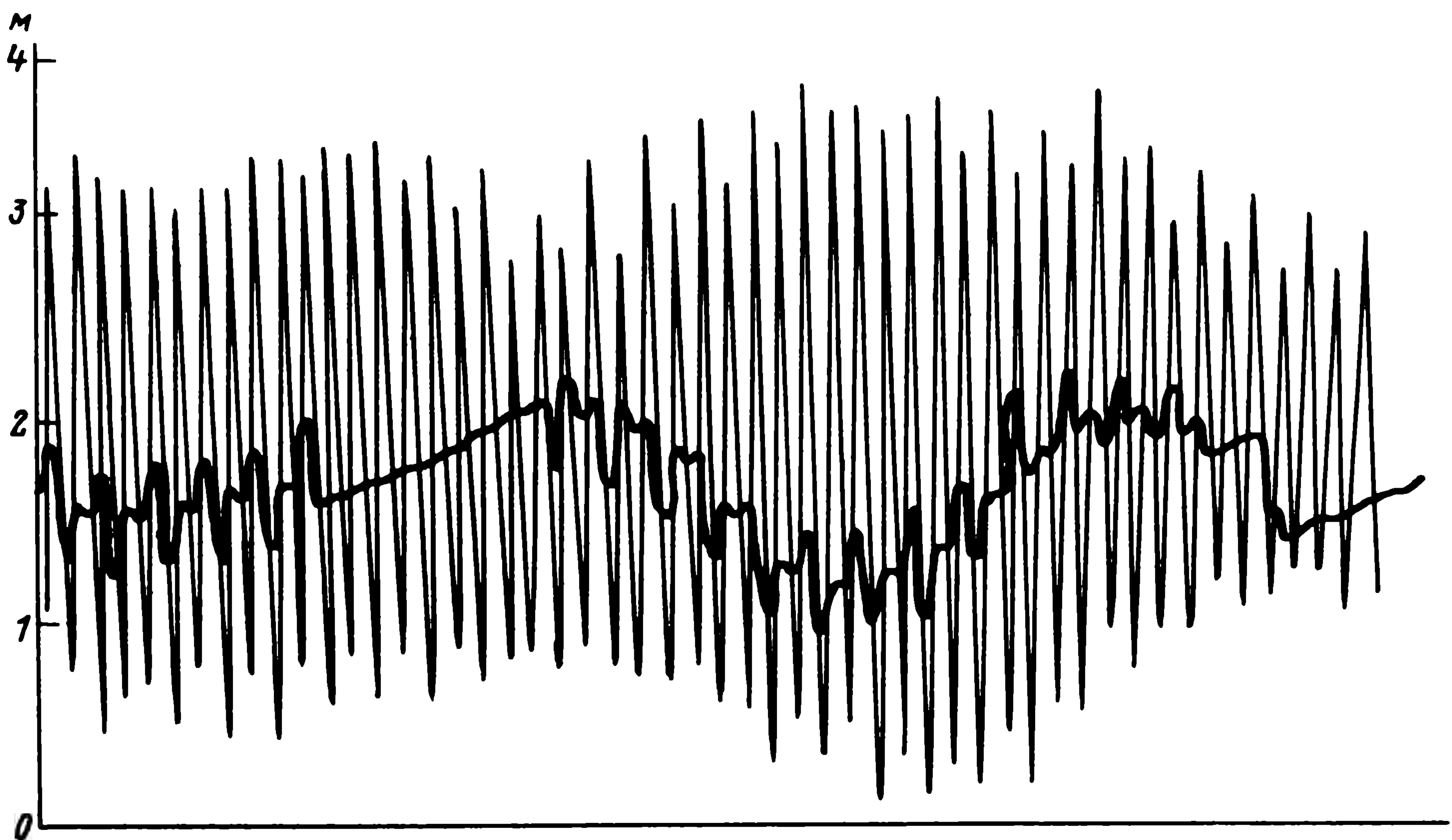


Рис. 31. Долгопериодные колебания среднесуточного уровня в бассейне Кислогубской ПЭС, вызванные нарушениями естественного режима уровней при неправильной, двухсменной эксплуатации ПЭС и пониженном приливном водообмене с морем (менее 10–20%).

На мареограмме бассейна ПЭС (жирная линия) видны периоды практически полной остановки станции на несколько суток при закрытых водоводах; медленные подъемы уровня в эти периоды вызваны слабыми пропусками воды в бассейн во время приливов.

(В открытых заливах эти длинные волны накладываются на короткопериодные полусуточные или суточные колебания и проявляются в виде полумесячных неравенств приливов). Аналогичные и даже большей величины, но нерегулярные, долгопериодные колебания среднесуточного уровня прослеживались в бассейне Кислогубской ПЭС при отклонениях от проектного режима регулирования (рис. 31).

Нестабильность среднесуточного уровня (колебания в пределах до 0.4–0.6 м), как правило, отмечается и при нормальной, трехсменной работе ПЭС вследствие отдельных сбоев и неточностей ручного регулирования режима уровней (рис. 32).

В нормальных условиях свободно сообщающегося с морем бассейна объем приливной призмы может меняться от малых квадратурных к большим сизигийным приливам более чем в 3 раза. К примеру, в одном из вариантов для бассейна проектируемой на Мурмане Кольской ПЭС – в 3.8 раз при изменении величины астрономических приливов от 1.4 до 5.4 м (до зарегулирования). Однако, несмотря на эти колебания, среднесуточный уровень моря практически мало меняется в течение недель и месяцев, так что прикрепленные и малоподвижные организмы литорали имеют возможность занять оптимальный для их существования пояс по вертикали с наиболее благоприятными для них условиями увлажнения и осушения, питания, освещения, аэрации и т.д.

Мелководный (литоральный) порог и водопропускные тракты ПЭС (при резко сокращенном водообмене) действуют как высокочастотный фильтр (детектор), сглаживающий короткопериодные колебания и пропускающий низкочастотные длинные волны. При этом резко меняется режим осушения и затопления литорали. Вместо осушения или затопления всего лишь на несколько часов (как при полусуточных, суточных и смешанных приливах) средний – один из самых продуктивных отделов литорали – попеременно то осушается, то затопляется на 5–6 суток. Литоральные

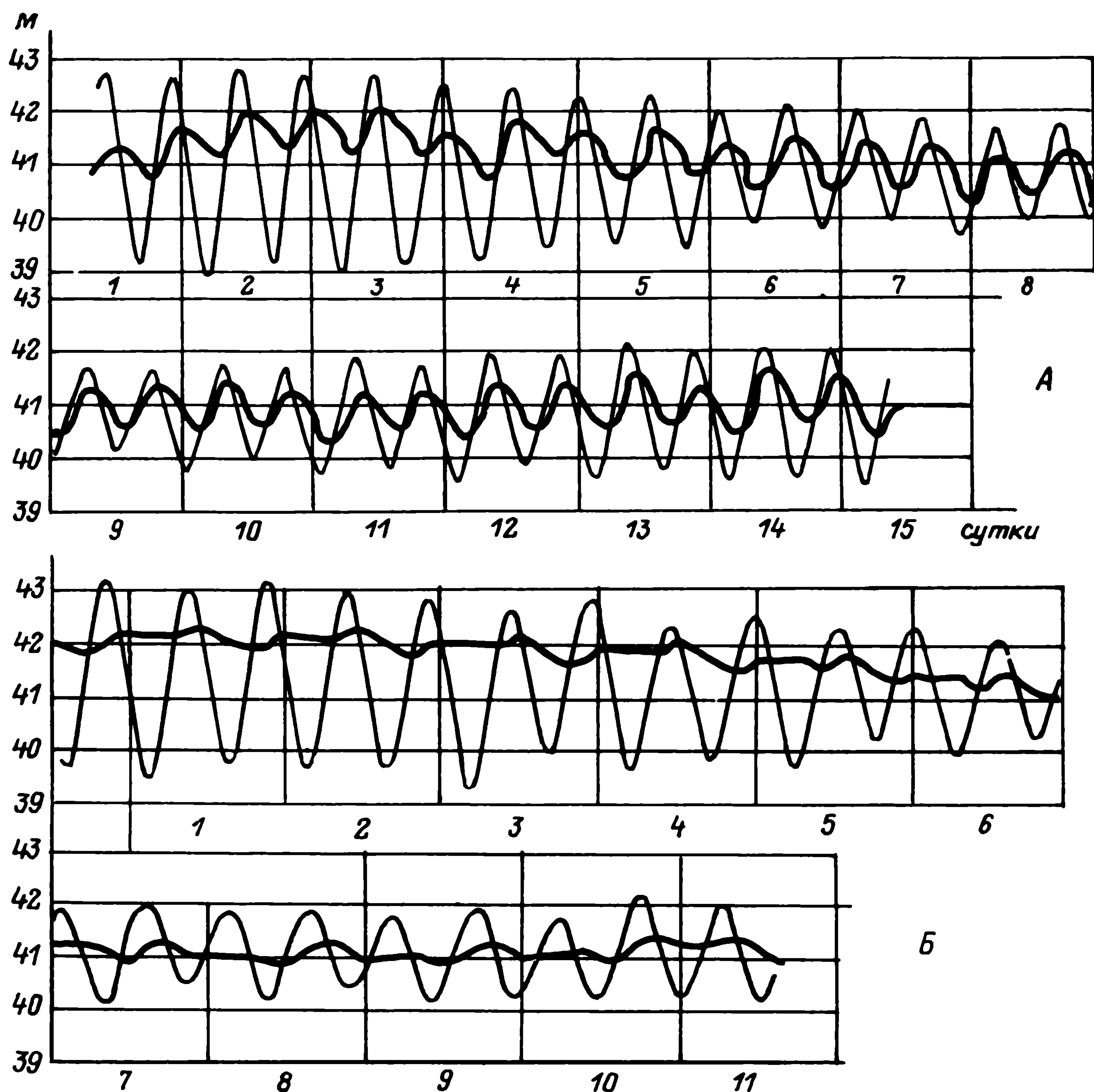


Рис. 32. Проектный (А) режим хода уровней по графику трехсменной эксплуатации Кислогубской ПЭС (по: Л.Б. Берштейн и др., 1972) (водообмен с морем в среднем 36%) и фактический (Б) режим в июле 1983 г. при двухсменной эксплуатации ПЭС (водообмен в среднем 18%).

Отметки высот условные, нуль глубин – примерно у отметок 38.8–38.9 м.

организмы к таким условиям, в особенности к длительному осушению, не приспособлены.

Как выяснилось, в основном эти изменения режима уровней вместе с опреснением верхнего слоя препятствуют развитию, в частности на литорали губы Кислой, прикрепленных водорослей-макрофитов и фауны неподвижных сестонофагов, существенно меняя структуру литоральных сообществ, и без того сильно обедненных вследствие снижения водообмена. Пропорционально уменьшению амплитуды прилива сокращается и ширина литорального контура бассейна в целом. Изменения режима осушения и затопления являются, очевидно, также главной причиной крайнего обеднения растительности и животного населения литорали в третьем бассейне губы Ивановской выше „Вторых порогов" вплоть до полного исчезновения литорали как таковой в верховье губы, несмотря на существование там приливных колебаний уровня.

Водооборот приливной призмы

Объем приливной призмы крупных бассейнов закрытого типа не может быть целиком заполнен извне и опорожнен за период прохождения одной полусуточной или суточной приливной волны даже при свободном сообщении с открытым морем. Приливная волна, входя из открытого моря через узкий пролив в расширенную часть краевого бассейна, вызывает в нем собственную, индуцированную волну, которая распространяется в его пределах по типу бегущей (прогрессивной) волны. Таково, по В.В. Шулейкину (1933), распространение приливной волны в Белом море, где она проходит расстояние от о-ва Сосновец в Горле до вершины Кандалакшского залива примерно за 4 часа. В вершине Двинского залива момент полной воды примерно соответствует малой воде на границе Бассейна и Горла. Вследствие отражения от берегов и интерференции в итоге в Бассейне формируется приливная волна прогрессивно-стоячего типа.

Непрерывное на протяжении десятков миль приливное или отливное течение, которое можно наблюдать, например, в Горле Белого моря, является только кажущимся. В действительности частицы воды проходят с приливом и отливом ограниченный путь. Как показано В.В. Шулейкиным (1933), полное расстояние, проходимое каждой отдельной частицей воды в одном направлении, в типичных точках Белого моря не превышает 10 миль (18.5 км), а в некоторых его частях составляет всего 4 мили. (Для сравнения - расчетная длина полусуточной приливной волны в Белом море колеблется в пределах 400-1100 км).

Теоретически путь, проходимый частицей воды за приливный цикл в одном направлении вдоль большой оси орбитального эллипса, определяется по известной формуле:

$$a = \frac{hT}{2\pi}\sqrt{\frac{g}{H}} \qquad [6.2]$$

где a - путь частицы (км); h - величина прилива (м); T - период (с) (для полусуточной волны - 44700 с), H - глубина бассейна или пролива (м); g - ускорение свободного падения (9.81 м/с^2). Иными словами, этот путь в первом приближении (без учета сил трения) зависит от величины прилива и глубины бассейна.

На рис. 33 приводится номограмма, рассчитанная по формуле [6.2]. По номограмме можно установить, что при обычных, неэкстремальных значениях величины прилива в заливах бореально-арктической зоны от 1-2 до 5-6 м и характерных глубинах порядка 10-50 м максимальный пороговый размер бассейна с полнооборотным водообменом приливной призмы (за полусуточный приливной цикл) лежит в пределах 10-20 км. Это ориентировочные величины, без учета сил трения и некоторых других факторов.

Бассейны, протяженность которых больше указанных критических размеров, в основном относятся к водоемам с неполнооборотным водообменом, или частичным, неполным водооборотом приливной призмы. Этот критерий в дальнейшем можно использовать при отнесении морских краевых бассейнов к тому или иному размерному классу.[6]

При высоких приливах и малой глубине залива критические размеры полнооборотного бассейна могут быть намного больше указанных выше. Так, для бассейна одного из ранних проектных вариантов Мезенской ПЭС (в створе мысов Абрамовский-Михайловский) при величине полусуточного прилива в среднем 6 м (Берн-

---

[6] Н.Н. Зубов (1956) предложил этот критерий для подразделения морских проливов на длинные и короткие. Он предложил также соотносить их длину с длиной приливной волны. К сожалению, в расчеты его (на с. 147) вкралась досадная ошибка: длина волны занижена в 10 раз; в Мировом океане мало найдется проливов длиной порядка 1000 км.

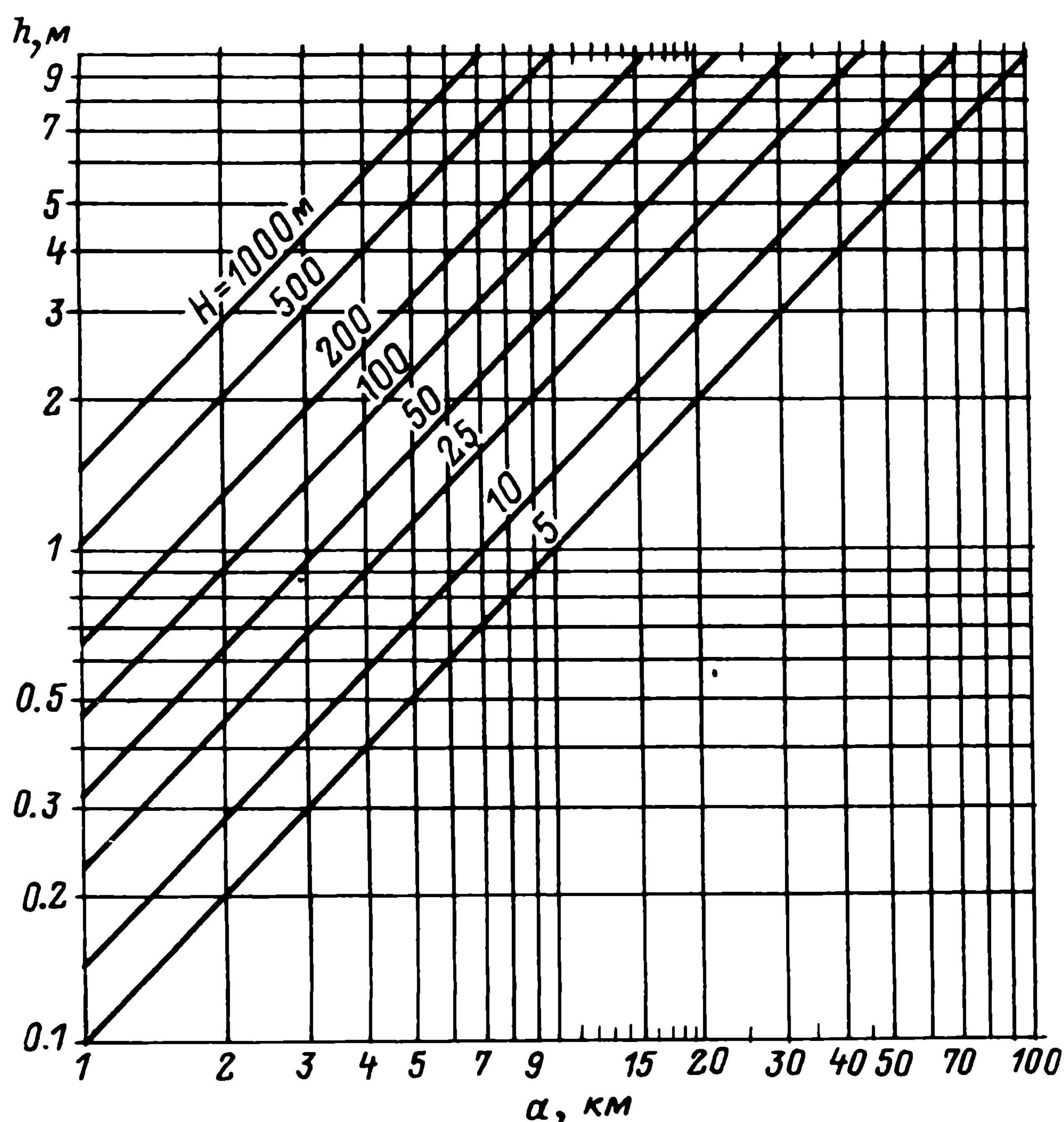


Рис. 33. Длина (a) орбитального пути частицы воды, проходимого в одном направлении с волной прилива за полусуточный цикл в зависимости от величины прилива (h) и глубины бассейна, пролива (H).

Длина этого пути определяет критические размеры бассейна с полнооборотным водообменом приливной призмы. Для суточных приливов полученную величину нужно удвоить.

штейн и др. 1987) и глубине бассейна от среднего уровня моря в среднем около 13 м критическое расстояние от линии турбинных трактов до противоположного конца бассейна составит около 40 км (рис. 33). Если превысить это расстояние, то бассейн ПЭС будет неполнооборотным, площадь его акватории и объем приливной призмы полностью использоваться не будут. Точнее, они будут использоваться только при больших сизигийных приливах (6.9–7.5 м и более); при этом критические размеры бассейна увеличатся до 45–49 км. При квадратурных приливах (в среднем 4.4, минимум – 3–3.5 м) они, наоборот, сократятся до 19–28 км. Критические размеры полнооборотного бассейна будут уменьшаться и при сокращении водообмена пропорционально снижению амплитуды прилива в бассейне, например в случае уменьшения количества работающих гидроагрегатов или водопропускных отверстий.

Бассейн Кислогубской ПЭС (средняя глубина 12.5 м, длина около 3 км) превращается в неполнооборотный при величине прилива в бассейне теоретически менее 0.45 м. Во всех этих случаях метод объемов при расчетах водообмена (и мощности ПЭС) непригоден, так как будет давать завышенные величины, поэтому следует использовать величины моментальных расходов через сечение пролива или створ ПЭС (Альтшулер, Дмитриева, 1961). Этим же способом рассчитывается водообмен объема залива в целом, особенно при смешанном обмене вод, при котором кроме прилива большое значение имеют стоковые и компенсационные течения либо сгонно-нагонные и „наклонно-конвекционные" механизмы типа описанного В.В. Тимоновым для глубинных вод Белого моря.

Во внутреннем Осло-фьорде, бассейне глубиной свыше 150 м и общей протяженностью около 30 миль, с относительно узким горлом и порогом на глубине 18-20 м, Гаде (Gade, 1963) в результате круглогодичных наблюдений (в 1959 г.) было определено, что главным фактором водообмена являются регулярные колебания уровня в диапазоне 50–105 см. На астрономические полусуточные приливы приходилось 88% всех колебаний. Доля влияния ветровых и барических эффектов составила 12%. Толщина слоя, который захватывается приливным перемешиванием, во внутреннем фьорде равна примерно 15 м, снаружи у входа в горло – 30 м при положении нижней границы верхней структурной зоны соответственно на 20–25 и 40–50 м глубины. Зимняя конвекция перемешивает только эти верхние, опресненные слои. Водооборот приливной призмы неполный. Вода, входящая с приливным течением во внутренний фьорд, должна сначала пройти по узкому горлу и двум проливам в шхерах более 17 км, прежде чем она попадет из центрального (Брейан-

ген) во внутренний бассейн (Вест-фьорд). По расчетам общий приток морской воды за счет подповерхностного компенсационного течения в приливном слое эквивалентен обновлению объема этого слоя примерно за 400 дней; компенсационный подток составляет 4.5% приливного переноса, на стоковое течение из бассейна приходится 5.9% (Gade, 1963). Судя по годовому распределению изоплет температуры и солености, которое приводится в этой работе, вода нормальной морской солености (выше 32–33‰) может непосредственно попадать в котловины верхних бассейнов (Вест- и Буннен-фьорда) зимой после конвективного перемешивания верхнего слоя и некоторого выравнивания солености верхней и нижней структурных зон, а также и в конце лета, когда уменьшается толщина верхнего опресненного слоя.

Таким образом, понятие полного или неполного водооборота относится только к приливному водообмену за период прохождения одной волны прилива. Только для этого случая могут рассчитываться степени водообмена в процентах методом объемов (кубатур) по отношению к потенциальному, для естественных условий, объему приливной призмы или исходя из величин прилива, наблюдаемых в то же самое время снаружи, у входа в полуизолированный бассейн.

Относительный приливный водообмен

Приливный водообмен небольшого закрытого залива или бухты с достаточно большой площадью входного сечения и нормальной для данного района величиной прилива (например, как в губе Дальне-Зеленецкой Баренцева моря) можно принять за 100%. С уменьшением площади входного сечения до определенных размеров, скажем, при перекрытии залива плотиной ПЭС, величина прилива уменьшается. Соответственно и относительный (в процентах) приливный водообмен бассейна с морем уменьшится пропорционально уменьшению величины прилива – при условии, что за период прохождения одной волны прилива по-прежнему заполняется и опорожняется весь объем приливной призмы бассейна. Если диапазон приливных колебаний приходится на прямолинейный или почти прямолинейный участок кривой объемов бассейна и средний уровень бассейна (СУБ) практически не меняется, то относительное в процентах уменьшение величины прилива почти в точности соответствует степени снижения приливного водообмена при условии сохранения полнооборотности бассейна. Для небольшого бассейна (на 1–2 порядка меньше длины приливной волны) незначительными различиями в разных его участках уровней малой или полной воды, которые можно наблюдать в период прохождения одной волны, можно пренебречь.

В приведенных выше примерах беломорских лагун и верхнего бассейна губы Ивановской величина прилива составляет в среднем менее 10–15% нормальной высоты прилива у входа в бассейн. Примерно такие же значения уменьшения прилива,и соответственно относительного водообмена (менее 10–20%), были и в бассейне Кислогубской ПЭС в отдельные периоды двухсменной ее эксплуатации; с перекрытием водоводов на несколько часов (рис. 32) и даже суток он и вовсе практически прекращался. Морская биота при этом была крайне обеднена, как и в рассмотренных выше беломорских лагунах. В этих последних было обнаружено всего около 60 видов беспозвоночных бентоса, не считая нескольких видов неопределенных нематод (Гурвич, Соколова, 1939).

В бассейне Кислогубской ПЭС после указанных неблагоприятных периодов нами обнаружено в 1983 г. немногим более 100 видов беспозвоночных, а всего вместе с единичными макрофитами и 9 видами рыб – около 125 видов, т.е. примерно 55% из обитавших там до зарегулирования губы (Семенов и др., 1984). Только единичные виды (из моллюсков, амфипод, хирономид) были замещены представителями солноватоводной и пресноводной фауны. Особенно сильно сократились число видов, биомасса и численность бентоса на литорали. На скалистой и каме-

нисто-валунной литорали число видов уменьшилось примерно в 7 раз (осталось 11 видов из 75-80), биомасса и численность бентоса сократились на 3-4 порядка. На илисто-песчаной литорали найдено только 8 видов, ранее было отмечено 28 (Гурьянова и др., 1930б; Кузнецова, Зевина, 1967). Биомасса и численность в среднем примерно в 5-6 раз меньше, чем на контрольном полигоне вне бассейна ПЭС; примерно в 4 раза сократилась и площадь литоральных сообществ. Сокращение этажей литорали, обеднение видового состава ее биоценозов, уход части населения в сублитораль характерны для многих полуизолированных бассейнов (Гурьянова, Ушаков, 1928; Гурьянова и др., 1928, 1929, 1930а, 1930б; Гурвич, 1934; Гурвич, Соколова, 1939, и др.).

С изменением параметров прилива и снижением водообмена связан ряд других факторов, отрицательно воздействующих на биоценозы узко прибрежной и мелководной зоны всех этих бассейнов, как искусственно изолированных, так и природных (Семенов, 1985). Это - опреснение верхнего слоя, снижение интенсивности круговорота биогенных элементов и переноса пищевого материала (сестона, детрита), более длительное осушение литорали; чрезмерное при этом охлаждение зимой и прогрев летом. Кроме того, определенную роль играет общая удаленность от океана - гидрологическая изоляция неполнооборотных бассейнов (кутовых частей удлиненных и разветвленных заливов, фьордов, бассейнов внутриматериковых морей). Дополнительное повреждающее действие в арктических и субарктических условиях оказывает повышенное льдообразование в закрытых полуизолированных бассейнах при опреснении верхнего слоя - механическое, истирающее действие льда и заморы под сплошным ледовым покровом. Последствия заморов могут прослеживаться по составу и своеобразному распределению танатоценозов моллюсков, указывающих на вертикальные миграции животных бентоса в неблагоприятные периоды (Гурьянова, Ушаков, 1928; Гурвич, Соколова, 1939).

Степень водообмена и аэрация глубинных вод

При указанных выше минимальных значениях водообмена даже в относительно мелководных (до 7-10 м) лагунах в донных осадках и придонной воде может накапливаться сероводород. Г.С. Гурвич и Е.В. Соколова (1939) эмпирически определили для северных морей, что режим аэрации вод нарушается сильно, и накопление сероводорода начинается в малых бассейнах при отношении глубины порога к глубине водоема менее 1/12. Эти авторы сравнивали полуизолированные ковши губы Черной на Новой Земле (Крепс, 1927; Гурьянова, Ушаков, 1928) и беломорские внутренние бассейны с котловинами (самый крупный - Бабье море, до 13 км в длину) глубиной максимум до 38 м - всего 8 водоемов. Они подразделили всю эту категорию замкнутых бассейнов по степени их изоляции на 3 подгруппы: 1) „лагуны" без дефицита кислорода с соотношением глубин порога и водоема больше, чем 1 : 12 (от 1 : 1.5 до 1 : 7); 2) бассейны с зимней аэрацией придонных слоев; 3) бассейны с летне-осенней аэрацией придонных слоев (Гурвич, Соколова, 1939).[7]

Водоемы второй подгруппы они считают относительно менее изолированными, поскольку зимняя аэрация возможна только в том случае, если летняя стратификация была не очень резкой и легко уничтожается. (При этом такой важный признак, как соотношение глубины залегания слоя термо- и галоклина и глубины бассейна ими не рассматривался). В бассейнах второй и третьей подгрупп дефицит

---

[7] Г.С. Гурвич и Е.В. Соколова отнесли бассейны этих подгрупп к категории лагун, но по определению лагуны - это мелководные бассейны без котловин, где именно из-за малых глубин невозможна стратификация вод.

кислорода и заморы возникают в разное время и по-разному. Если в мелководных лагунах Севера при поверхностном опреснении стагнация развивается зимой под сплошным ледовым покровом, а летом и осенью они аэрируются до дна, то в Бабьем „море" (внутреннем ковше, отделенном от Ругозерской губы Белого моря мелководным неосыхающим порогом) воды сильно стратифицированы летом, и перемешивание может идти до дна только во время зимней конвекции, вероятно, перед самым ледоставом (Соколова, 1934).

В губе Кислой Баренцева моря при условиях низкого водообмена (около 20-30%) основное перемешивание вод котловины - также зимнее конвективное, которое достигает дна в период образования льда, редко покрывающего всю акваторию губы сплошным покровом. Поэтому стагнация вод, хотя и очень сильная, сохраняется здесь не всегда круглый год даже при остановках ПЭС. При образовании льда происходит осолонение и опускание на глубину охлажденных поверхностных вод, о чем свидетельствует повышенная примерно на 0.4-0.5% соленость придонных вод котловины по сравнению с морской соленостью (33.8%) соседней открытой части Ура-губы на такой же глубине (наблюдения летом 1983 г.).

Прямое подтверждение зимнего конвективного перемешивания получено благодаря работам ПИНРО в конце марта 1985 г. По данным В.Д. Бойцова (личное сообщение), температура воды в северной половине губы Кислой ближе к устью и на прилегающем участке Ура-губы во всей толще была около 0 °С, соленость в пределах 34.1-34.3‰. В центральной глубоководной части губы южнее, у кромки льда температура была -0.2-0.5 °С, соленость 34.3-34.4‰. В свободной ото льда Ура-губе температура и в придонном слое не опускалась в это время ниже 0 °С.

При самом слабом водообмене (менее 10-15%) или полном перекрытии всех водоводов, повышенном опреснении и раннем ледоставе по всей губе (например, осенью 1985 г., когда лед сковал всю ее поверхность) стратификация, вероятно, может сохраняться и зимой, если образуется достаточно толстая прослойка приповерхностных опреснененных вод, препятствующая развитию в глубину конвекции.

Кроме оз. Могильного в природе на побережье Мурмана такие условия были обнаружены нами в самом верхнем, четвертом, солоноватоводном бассейне губы Ивановской, сообщающемся с третьим узкой мелководной протокой. Здесь в августе 1986 г. слой опресненной поверхности воды (10-13‰) имел толщину 2.5 м, на глубине 5 м соленость была 22.5‰. Глубинные воды были насыщены сероводородом.

По нашему мнению, для типологии краевых бассейнов глубина подводного порога более важна не столько по отношению к глубине бассейна,[8] сколько по отношению к глубине залегания слоя скачка температуры и солености. Важно соотношение глубины бассейна и толщины „приливного слоя" - верхнего слоя воды, который перемешивается приливом. Положение мелководного порога вблизи отметки нуля глубин и выше существенно меняет параметры прилива и водообмена, соответственно уменьшая толщину приливного слоя. От глубины расположения подводного порога по отношению к тонкому слою скачка плотности (T,S) сильно зависит связь с морем и обновление вод глубоких котловин ниже приливного слоя.

---

[8] По наблюдениям А.Д. Наумова и соавторов (1986), в заливах Белого моря достаточной вентиляции поддаются глубины водоема, равные пятикратной глубине порога. В норвежских фьордах толщина слоя активного приливного перемешивания летом может и не превышать глубины порога. Вместе с тем зимняя конвекция достигает на короткое время глубин, превышающих указанное соотношение (Gade, 1963).

О раздельных конвективных механизмах
и трех типах перемешивания вод

Для крупного бассейна, соединяющегося с океаном относительно мелководным проливом-горлом, своеобразный, действующий только в высоких широтах, механизм перемешивания вод был открыт в 1934 г. В.В. Тимоновым (1947). Речь идет о возобновлении и постепенном перемешивании глубинных вод беломорской котловины. Водная масса нижней структурной зоны (в понимании В.Н. Степенова, 1947) формируется зимой в Горле Белого моря из смешанных вод беломорского стокового течения и поступающих из Воронки баренцевоморских вод при их охлаждении и осолонении в ходе интенсивного льдообразования.

Образовавшиеся здесь более тяжелые (и хорошо аэрированные) воды опускаются на дно Горла (глубина его на границе с Воронкой – около 40 м) и затем по уклону дна сползают в Бассейн и опускаются в самый низ его котловины. В Бассейне эти воды медленно двигаются по циклонической циркуляции, а также в виде придонных компенсационных течений поднимаются к вершинам Двинского и Кандалакшского заливов (Тимонов, 1947). В итоге за год обменивается значительно больше 2/3 всей массы глубинных беломорских вод (Тимонов, 1947; Добровольский, Залогин, 1982). В верхней структурной зоне зимой идет обычное конвективное перемешивание, но только до глубин 35–50 м, максимум 70 м до сравнительно тепловодного (зимой) промужуточного слоя (Книпович, 1881; Тимонов, 1947; Бабков, Голиков, 1984); летом этот слой по отношению к верхнему прогретому является холодным.

Итак, в стабильно расслоенных круглый год водах Бассейна Белого моря существуют два пространственно разобщенных механизма перемешивания и обновления вод верхней и нижней структурных зон, благодаря чему сохраняются различия характеристик двух основных водных масс этого моря.

В лимнологии Финденег предложил в 1935 г. терминологию типов перемешивания озерных вод (Findenegg, 1935; Hutchinson, 1957), которая применима и к морским водоемам (Сорокин, 1982), особенно к переходным, полуизолированным бассейнам. По характеру перемешивания в этой классификации выделялись лишь два основных типа: меромиктические, в которых часть воды в периоды вертикальной конвекции остается не смешанной с верхней водной массой, и более обычные водоемы, в которых вся вода перемешивается до дна, называются голомиктическими (Hutchinson, 1957). Белое море и сходные с ним морские и солоноватоводные бассейны с раздельным перемешиванием вод верхней и нижней структурных зон могут быть выделены в самостоятельный тип г е т е р о м и к т и ч е с к и х[9] водоемов. Имеются данные (Коллин, 1974; Суховей, 1986), на основании которых можно предполагать, что кроме Белого моря на севере к гетеромиктическим бассейнам относится Гудзонов залив со сходным типом формирования глубинных вод. Более сложным образом гетеромиктический механизм функционирует в море Баффина (Суховей, 1986).

В открытых океанах самостоятельными системами обращения вод обладают в большей или меньшей степени все четыре структурные зоны: верхняя, промежуточная, глубинная и придонная (Степанов, 1974, 1983). Поэтому большие океанические бассейны также относятся к гетеромиктическому типу.

Структура вод

Экологическое значение вертикальной структуры вод и ее устойчивости ясно уже из рассмотренных выше примеров. Самой существенной чертой изменения гидрологической структуры при переходе от открытого моря и больших заливов к

---

[9] Термин наш. – В.С.

полностью изолированным и небольшим бассейнам является ее усложнение по вертикали (если, конечно, позволяет глубина бассейна) и повышение ее стабильности. В умеренных и субарктических областях вертикальная стратификация вод прибрежных районов открытого моря в пределах верхней структурной зоны[10] имеет, как правило, сезонный характер. Слабое расслоение возникает во время весеннего опреснения при большом материковом стоке в паводок и вследствие летнего прогрева поверхностного слоя толщиной несколько метров. Стратификация легко нарушается приливом и ветровым волнением.

В очень глубоких открытых заливах, фьордах и губах без порога или с порогом на большой глубине верикальная структура не отличается от нормальной океанической или морской в том же районе: верхняя структурная зона сменяется промежуточной (у берегов Норвегии, например, на глубине 500-600 м – Тимофеев, 1944; Ильин, 1982) и ниже – глубинной. Но по мере увеличения изоляции вертикальные диапазоны структурных зон резко сокращаются, или, иначе говоря, в частично изолированных бассейнах с сокращенным приливным водообменом формируются собственные структурные зоны в миниатюре, аналогичные океаническим.

Поверхностный слой до глубины порядка от 10-20 до 40-50 м, который в прибрежной зоне открытого моря представляет собой лишь сезонную модификацию основной водной массы верхней зоны, в закрытых заливах, и особенно во фьордах и губах, представляет собой уже самостоятельную верхнюю структурную зону, круглый год хорошо обособленную от нижележащих вод. Эти последние будут выделяться как нижняя структурная зона данного бассейна. В тех случаях, когда характеристики ее водной массы (и переходных слоев) сильно отличаются от исходных, точную аналогию нижней структурной зоны бассейна той или иной океанической или морской структурной зоне (водной массе) установить далеко не всегда возможно, хотя сходство в протекании некоторых процессов или по составу фауны может быть весьма существенным.

Для примера можно указать на описанный выше процесс формирования глубинной („арктической", по: Бабков, Голиков, 1984) воды Белого моря в его Горле. По существу эта водная масса автохонная, т.е. по происхождению, а также характеристикам (например, по солености) не является арктической. Никакой гомологии с арктической водой Баренцева моря нет. Сходство есть только по температуре, благодаря чему донная фауна глубин беломорской котловины имеет арктический облик, но при этом она не идентична арктической фауне глубин соседних Баренцева или Карского морей.

Стабильность расслоения и температура вод нижней структурной зоны

В сильно опресненных норвежских фьордах стабильности расслоения вод способствует отделение их внутренних бассейнов подводным порогом. Когда подводный порог поднимается выше плотностной границы раздела структурных зон внутри фьорда, водообмен его глубокой котловины заметно сокращается, как это имеет место во внутреннем Осло-фьорде (Gade, 1963). Более холодноводные условия и присутствие элементов арктической фауны в котловинах внутренних фьордов и их боковых ответвлений по сравнению с открытыми частями тех же самых фьордов, относящихся к бореальной зоне (Вест-фьорд, Сальт-фьорд), были отмечены

---

[10] У В.Н. Степанова (1974, 1983) она называется поверхностной, а в ее пределах в свою очередь выделяются поверхностная и подповерхностная водные массы, что терминологически не очень удобно, может приводить к путанице структурных зон и водных масс (в бассейнах – слоев).

еще Нордгаардом (Nordgaard, 1905). Тогда же было установлено, что температура глубинных вод в котловинах многих внутренних бухт, глубоких ковшей и ответвлений фьордов примерно равна среднегодовой температуре воздуха данного места (Nordgaard, 1905; Дерюгин, 1915).

Вместе с тем показано, что в голомиктических морских бассейнах умеренной и субарктической зоны, а также в гетеромиктическом Белом море конвективное перемешивание поздней осенью и зимой происходит (Дерюгин, 1915; Соколова, 1934; Тимонов, 1947), даже если температура глубинных вод постоянно выше 0°С, как, например, в небольших бассейнах Западной Норвегии (Dybern, 1967). Перемешивание достигает дна и более интенсивно идет в тех бассейнах, которые замерзают неполностью или где происходит взламывание льда приливом, образуются полыньи при быстром течении в узкостях и над порогами.

В климатических условиях Мурмана и Белого моря в котловинах бухт, ковшей и внутренних бассейнов с мелководными порогами при зимнем перемешивании до дна и летней стратификации температура глубинных вод сохраняется круглый год отрицательной. Для глубинных вод Белого моря В.В. Тимоновым (1947) показано, что их температура (-1.4°, реже -1.45 °С) есть температура замерзания вод Горла, точнее, на 0.1-0.15° выше, поскольку, опускаясь в котловину, они успевают немного перемешаться с более теплыми водами промежуточных слоев Бассейна.

Об условиях накопления сероводорода в котловинах

В некоторых западно-норвежских фьордах глубиной более 100-200 м (Му-фьорд, Лене-фьорд и др.) с подводным порогом, поднимающимся выше слоя главного скачка плотности, в воде и донном осадке котловины глубже 40-60 м накапливается сероводород. Конвективному перемешиванию до дна препятствует значительное опреснение верхнего (приливного) слоя, толщина которого достигает 15-30 м и более (Gade, 1963). Фьорды Западной Норвегии находятся под влиянием теплого Североатлантического течения и зимой не замерзают, а летом хорошо прогреваются с поверхности, что тоже способствует стагнации; прилив здесь невысокий.

Накопление сероводорода в воде в заметных концентрациях происходит, по-видимому, лишь при положительной температуре. В губе Кислой мы обнаружили присутствие сероводорода в воде глубже 17-20 м при температуре глубинных вод от +1.4 до 5.3 °С. В оз. Могильном содержание H_2S в монимолимнионе достигает значительной концентрации (до 109-127 мл/л) при 6.5±0.5 °С (Реликтовое озеро Могильное, 1975). В верхнем отсеченном ковше Канда-губы температура глубинных вод с высоким содержанием H_2S постоянно равна +3.2-4.5 °С (Иванов и др., 1983). В меромиктических озерах Найтинет на о-ве Ванкувер и Сакинау в Британской Колумбии в сероводородной зоне на глубинах 60-100 м значения температуры близки к 10 °С (Northcote at al., 1964; Northcote, Johnson, 1964).

При отрицательной температуре сероводород, если отмечается, то обычно лишь на поверхности или в толще донного осадка (Дерюгин, 1915; Крепс, 1927; Соколова, 1934), но не в воде. Не найден он и нами при специальном поиске в котловинах третьего бассейна губы Ивановской за Вторыми порогами, хотя на поверхности донного осадка следы его отмечены (при температуре ниже 0 °С). В воде он появляется, как уже говорилось, лишь в четвертом самом верхнем бассейне на 15 м и глубже при температуре +1.3-1.6 °С, т.е. в меромиктическом водоеме со стабильным расслоением толщи вод и сильно опресненным верхним слоем.

Биологические характеристики

Биологические признаки экосистем применительно к типологии морских краевых бассейнов ранее в систему не сводились. В первую очередь следует выделить некоторые общие зависимости, которые прослеживаются в связи с изоляцией бассейнов, хотя они и были установлены по другим поводам.

Выше уже отмечалось, что фауна глубоких котловин норвежских фьордов бореальной зоны имеет холодноводный арктический облик (Nordgaard, 1905). С другой стороны, широко известен факт, что в литоральной и верхнесублиторальной прибрежной флоре и фауне Белого моря преобладают бореальные элементы (Дерюгин, 1928; Зенкевич, 1947). Причем вход в беломорский Бассейн расположен восточнее современной границы между Атлантической бореальной и Арктической биогеографическими областями, и многие бореальные формы имеют оторванные в Белом море ареалы, отсутствуют в его Воронке и Горле. Глубинные воды нижней структурной зоны Бассейна населены арктическо-бореальными и арктическими видами.

Губа Ивановская (вблизи указанной биогеографической границы) – вероятно, единственный на побережье Восточного Мурмана водоем, где в верхней сублиторали второго и третьего от устья бассейнов в прогреваемых летом и опресненных водах поверхностного слоя встречается бореальная Zostera marina (Блинова, 1964; также наши данные). Здесь же обитают и другие представители бореальной фауны и флоры, в том числе характерные для узкоприбрежной зоны всего Мурмана. Глубины третьего бассейна этой губы при постоянной отрицательной температуре населены арктическо-бореальной фауной, в целом более холодноводной, чем на таких же глубинах в соседней открытой губе Дроздовке. В последней отсутствует и верхнесублиторальная Z. marina.

Таким образом, в полуизолированных бассейнах субарктических районов широтная биогеографическая зональность в плане преобразуется в вертикальную биотическую зональность. Это явление наблюдается и при стабильном круглый год расслоении вод (Бассейн Белого моря), и в водоемах с сильной сезонной стратификацией и постоянной отрицательной или низкой положительной (летом) температурой глубинных вод (Наумов и др., 1986). Однако в последнем случае фауна глубоких котловин может быть сильно обеднена или полностью уничтожена в результате дефицита кислорода и накопления сероводорода.

При значительной изоляции бассейна и сильном опреснении поверхностных вод многие литоральные и верхнесублиторальные виды уходят на глубину – в подповерхностный и промежуточный менее опресненный слои (Дерюгин, 1915, 1928). И наоборот, отдельные относительно глубоководные виды и даже целые группировки, биоценозы могут подниматься в верхние отделы сублиторали. Эта характерная биономическая особенность краевых акваторий северных морей отмечалась еще в конце прошлого столетия С. Герценштейном и Н.М. Книповичем (цит. по: Дерюгин, 1928) как явление „смешения зон". На примере Белого моря К.М. Дерюгиным (1928) было показано, что речь должна идти не о простом смещении зональных границ, как при эффекте фьорда (наряду с обеднением видового состава), но и об усложнении биогеографического состава сублиторальной донной фауны. Причина этих и подобных им явлений – в описанных выше перестройках вертикальной гидрологической структуры в зависимости от изоляции краевого бассейна.

В закрытых полуизолированных бассейнах с котловинами, несмотря на относительно малые их размеры и глубины, формируется собственная биономическая зональность в миниатюре, в общих чертах сходная с таковой крупных морских и океанических бассейнов. По аналогии с океаном кроме литорали и сублиторали здесь могут выделяться свои „батиаль" и „абиссаль" с характерными изменениями типов донных отложений, условий питания донных организмов и трофической зональности бентоса. В связи с резким уменьшением критической глубины растворения $CaCO_3$ при стабильном расслоении вод и постоянной отрицательной тем-

пературе глубинных вод котловин карбонатная система, по-видимому, функционирует по типу океанической абиссальной (Замилатская и др., 1987). Несомненно, происходят изменения целого ряда биогеохимических процессов, что выражается, в частности, в резком смещении вверх окаймляющего котловины пояса железо-марганцевых конкреций и корок.

Что касается фаунистических вертикальных зон псевдобатиали и псевдоабиссали, то правомерность их выделения зависит от гомологии состава донного и другого населения котловины фаунистическому составу населения соответствующих океанических зон. Даже в отношении Бассейна Белого моря этот вопрос не может быть решен просто и однозначно. Судя по составу фауны котловин (до десятков метров глубины) некоторых беломорских внутренних бассейнов (Н.Л. Семенова, личное сообщение), нет достаточно веских оснований говорить о гомологии их фауны настоящей глубоководной фауне соседних морских бассейнов.

Для примера, в котловинах (до 30-50 м) третьего ковша губы Ивановской „глубоководная" фауна в массе представлена главным образом широко распространенными бореально-арктическими видами (Cucumaria calcigera, Stegophiura nodosa, Ciliatocardium ciliatum, Pectinaria hyperborea, Nuculana pernula, Yoldia amygdalea hyperborea). В Белом море первые три вида занимают промежуточный слой и верхнюю структурную зону, три последние вида - промежуточные и глубинные воды (Беклемишев и др., 1980; Валовая, 1980) нижней структурной зоны.

Солоноватоводные специфические комплексы организмов формируются лишь в тех бассейнах, где имеются условия для постоянного существования хорогалинной зоны (Kinne, 1971) с критическими соленостями 1-3 и 18-24‰ или до 26‰ (Хлебович, 1986б; Виноградов, 1986). В краевых бассейнах (в эстуариях) такие условия создаются при большом объеме пресного стока и резком снижении приливного водообмена (на Мурмане обычно меньше 10-30% по сравнению с открытыми бассейнами) в результате стеснения узкостью и порогом, также при зарегулировании (в небольшом полнооборотном бассейне), либо вследствие гидрологической изоляции расстоянием (в вершинах длинных губ и фьордов), словом, там, где стоково-компенсационный водообмен преобладает над приливным.

Литораль. Как уже говорилось, литоральный контур, его относительный вклад в биологическую продуктивность экосистемы приобретает первостепенное значение с уменьшением размеров бассейна. Состояние литорального населения - важнейший показатель общего состояния экосистемы при экспертных оценках влияния зарегулирования прибрежных акваторий в морях с приливами (Семенов, 1985).

Литоральная фауна и флора разнообразных акваторий нашего Севера детально исследовалась еще в 20-30-е годы. Основная часть работ была выполнена постоянно работавшей в течение ряда лет группой в составе Е.Ф. Гурьяновой, И.Г. Закса и П.В. Ушакова - учеников К.М. Дерюгина. В результате выделены основные биономические типы литорали и установлены закономерности их смены в зависимости от условий биотопов (Гурьянова, Ушаков, 1928, 1929; Гурьянова и др., 1928, 1929, 1930а, 1930,б). Исследования, выполненные в умеренной зоне на севере и северо-западе Европы, на Дальнем Востоке и в других районах, в основном подтвердили реальность биономических типов литорали. Общим оказалось и подразделение ее по видам-доминантам на верхний, средний и нижний отделы („горизонты"), обусловленное различиями по высоте сизигийных и квадратурных уровней приливов в соответствии со схемой Вайяна (Vaillant, 1891), особенно для скалистой и каменисто-валунной литорали (Colman, 1933; Stephenson, 1943; Evans, 1947, 1957; Stephenson, Stephenson, 1949; Doty, 1957; Ушаков, 1951; Кусакин и др., 1974; Кусакин, 1977).

Установленный Вайяном принцип состоит в том, что верхний и нижний отделы литорали отделяются от среднего отдела примерно по средним уровням квадратурных полных и малых вод, тогда как общая ширина литоральной зоны определяется положением сизигийных уровней малых и полных вод. Соответствие биологиче-

ских схем зональности литорали физическому принципу Вайяна верно только в первом приближении. Существенно дополняет схему Вайяна концепция критических уровней осушения и затопления литорали (Colman, 1933; Doty, 1946). Другие дополнения и поправки учитывают влияния прибоя, смещающего вверх границы литоральных отделов, скорости осушения и затопления и прочих факторов (Beauchamp, 1914; Evans, 1957; Кусакин и др., 1974; Стрельцов, Агарова, 1976). Точного соответствия биологических границ отделов и этажей литорали критическим приливным уровням, по-видимому, вообще не может быть ввиду определенной (и различной) толерантности организмов к фактору осушения (Голиков, Бабков, 1985), но границы вертикального распространения большинства видов все же приурочены к тем или иным уровням полных и малых вод, которые и следует принимать в качестве критических.

Трехчленное в основном деление литорали, принятое и нашими, и иностранными авторами,[11] можно считать „классическим", и соответствует оно наиболее оптимальным условиям существования в прибрежной зоне морей с приливами. Такие условия характерны для полузамкнутых заливов и бухт со свободным 100%-ным приливным водообменом, не слишком удаленных от океана и достаточно защищенных от чрезмерного штормового волнения (степени прибойности III и IУ - по Гурьяновой, Заксу и Ушакову). В норме, для правильных приливов (рис. 30,в) биологические границы отделов и этажей литорали соответствуют определенным величинам процентной обеспеченности приливных уровней (отдельно для полных и малых вод - см. рис. 3.4). При этом область 100%-ной обеспеченности ежесуточного регулярного чередования фаз затопления и осушения литорали заключена между отметками наименьшей высоты квадратурных полных вод и наибольшей высоты квадратурных малых вод.

Однако с увеличением изоляции краевого бассейна картина существенно меняется. На рис. 34 представлены графики процентной обеспеченности приливных уровней, построенные Е.И. Жуковым для литорали некоторых исследованных нами типичных бассейнов Мурмана (по мареограммам на рис. 30 и аналогичной, показанной на рис. 32, А). По ним определяются критические уровни длительного, более суток осушения верхнего и затопления нижнего отделов литорали. Критические уровни служат верхними и нижними границами распространения доминирующих и характерных видов, по которым выделяются отделы и этажи литоральной зоны (Evans, 1957).

На рис. 34, В,Д приводятся графики обеспеченности уровней, соответствующие нормальным по схеме Вайяна условиям при правильном полусуточном (или суточном) приливе. Рис. 34,Б отвечает условиям несколько стесненного мелководным порогом (гребень - ниже 0 глубин) водообмена. В этом случае выравниваются полумесячные неравенства сизигийных и квадратурных малых вод (см. также рис. 30,Б), и практически исчезают предпосылки формирования нижнего отдела литорали.

Графики на рис. 34,А,Г отражают условия более сильной изоляции под влиянием литорального порога или в результате зарегулирования бассейна (без учета экологических требований), которые соответствуют режиму доминирования долгопериодной составляющей прилива при уменьшенных по амплитуде короткопериодных, полусуточных или суточных волнах (рис. 30,А; 31). При этом критический уровень длительного, более суток, осушения оказывается у отметки или ниже критического уровня затопления, что практически исключает всякую возможность формирования полноценного среднего отдела литорали, обычно самого продуктивного по макрофитам и сопутствующим массовым видам беспозвоночных. Нижний отдел ли-

---

[11] Несмотря на общую физическую причину вертикальной зональности на литорали, в разных системах ее отображения ранг подразделений и терминология не вполне совпадают. Нам же в этой работе важна прежде всего принципиальная сторона дела.

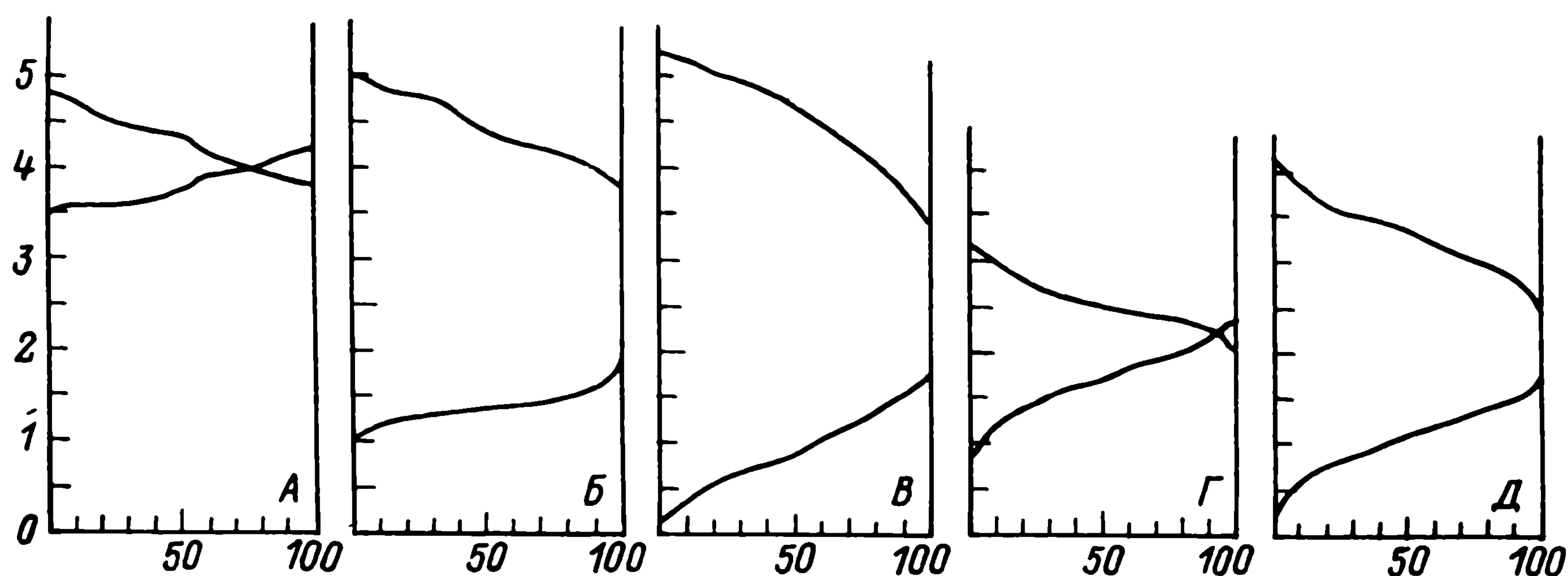


Рис. 34. Графики процентной обеспеченности приливных уровней полных и малых вод от сизигии к квадратуре – для правильных полусуточных и трансформированных приливов в полуизолированных бассейнах.

А – в верхнем (третьем) и Б – среднем (втором) полуизолированных бассейнах губы Ивановской; В – в нижнем бассейне губы со свободным водообменом; Г – в рабочем бассейне Кислогубской ПЭС при проектном режиме работы, но при нестабильном среднесуточном уровне бассейна; Д – в соседней Ура-губе за пределами бассейна ПЭС (см. также пояснения в тексте).

торали при таких условиях тоже не обособляется. В итоге это приводит к резкому снижению биологической продуктивности литорального контура бассейна и всей его экосистемы.

График на рис. 34,Г свидетельствует также и о том, что даже при сравнительно благоприятном трехсменном режиме эксплуатации Кислогубской ПЭС и сравнительно высоком (для этой станции) относительном водообмене (43%), но при отсутствии контроля за стабильным положением среднесуточного уровня в бассейне восстановление основного продуцирующего пояса литоральных макрофитов (Fucus vesiculosus, F. distichus, Ascophyllum nodosum и др.) все еще невозможно.

Итак, общая закономерность состоит в том, что по мере увеличения изоляции полнооборотного бассейна и уменьшения его приливного водообмена происходит последовательное, пояс за поясом, сокращение или полное выпадение этажей или целых отделов литорали, начиная с самого нижнего, вследствие погружения в сублитораль или полного исчезновения литоральных форм (Жуков, 1986; Семенов, 1986). Таким образом, речь идет не о „смещении зон" или их погружении, а о погружении или элиминации количественно доминирующих и характерных видов, по которым выделяются литоральные этажи и отделы.

Шведский геоботаник Дю Ри (Du Rietz, 1940) нашел другой, в отличие от топографического принципа Вайяна, подход к выделению экологических группировок литорали. Он выделил три группировки растительности по отношению к фазам осушения и увлажнения: эугидробионтную, гидроамфибионтную (или гидролиторальную в широком смысле, по: Englund, 1942) и геоамфибионтную (или геолиторальную).

В виде логически завершенной системы классификацию морских экологических комплексов гидро-, гео- и амфибионтной литоральной фауны и флоры представил О.Б. Мокиевский (1969). Используя подход Дю Ри, в зависимости от связи организмов с морской средой и активности их в фазу или осушения, или затопления литорали, он выделил 7 экологических комплексов: 1) меролиторальный,

2) гидролиторальный в узком смысле (в отличие от более широкого понимания в системе Дю Ри), 3) активно-псевдолиторальный, 4) пассивно-псевдолиторальный, 5) геолиторальный в узком смысле, 6) супралиторальный и 7) адлиторальный. По первоначальной схеме Дю Ри, первые четыре комплекса Мокиевского относятся к гидроамфибионтным, или гидролиторальным в широком смысле, последние три – к геоамфибионтным sensu lato. По постоянству или смене сред существования О.Б. Мокиевский подразделил комплексы на пойкилолиторальные и гомойолиторальные.

К первым, пойкилолиторальным относятся комплексы 2-й, 4-й и 5-й, т.е. группы тех организмов, активность которых связана со всей фазой затопления целиком (2-й комплекс), коротким временем прохождения уреза воды через узкую полосу (этаж, кайму) их обитания (4-й комплекс) либо с фазой осушения (5-й комплекс). Остальные фазы цикла осушения-затопления пойкилолиторальные организмы переживают в пассивном состоянии или в убежищах, оставаясь в соответствующем отделе (на этаже, горизонте) литорали.

К гомойолиторальным относятся комплексы организмов, которые избегают либо осушения (3-й комплекс – исключительно подвижные организмы), либо затопления (6-й комплекс; вниз, вслед за урезом воды и обратно перемещаются только подвижные, мигрирующие организмы данного комплекса).

К меролиторальному комплексу относятся морские, и к адлиторальному комплексу – наземные (морского происхождения) организмы, связанные с литоралью только в период размножения. Первую из этих двух групп составляют некоторые рыбы, мизиды, изоподы и другие животные, последнюю – ракообразные (в тропиках и субтропиках).

Мигрирующая вверх и вниз часть экологического супралиторального (6-го) комплекса не вполне отвечает зонально-топографическому понятию супралиторали, или зоны заплеска, выделяемой по принципу Вайяна. В целом система экологических комплексов Дю Ри-Мокиевского в отличие от „топографического" трехчленного в основе деления литоральной биоты подчеркивает принципиально асимметричную биологическую структуру литорали относительно среднего уровня моря. (При этом, как было показано выше, значение стабильного его положения нисколько не умаляется). Асимметричность проявляется в том, что не все гидроамфибионтные (1-4-й) и геоамфибионтные (5-7-й) комплексы имеют симметрические аналоги относительно среднего уровня моря (СУМ) во взаимно противоположных группах амфибионтных комплексов. Зеркально симметрических аналогов не имеют комплексы 3-й, 4-й и 6-й. На литорали в высоких широтах отсутствуют, кроме того, или плохо представлены 5-й, геолиторальный (s. str.) и 7-й, адлиторальный комплексы, характерные для тропиков и субтропиков; выпадают эти комплексы вне связи с изоляцией бассейнов. Если исключить формы наземного происхождения и вообще представителей комплекса супралиторального, в том числе Talitridae и некоторых Isopoda, то бореальную литораль следует считать населенной исключительно организмами гидроамфибионтного (гидролиторального в широком смысле) надкомплекса (Мокиевский, 1969).

Некоторые изменения литоральных комплексов и более подробные детали их топографической структуры в связи с гидрологической изоляцией и зарегулированием рассматриваются ниже при выделении типов бассейнов.

6.3. Краткая характеристика общепринятых категорий морских краевых бассейнов

С точки зрения физической географии в определениях категорий краевых бассейнов типа фьорд (фиорд), залив, бухта, эстуарий, лагуна, лиман и т.д. акцент большей частью делается на геоморфологию, морфометрию (обычно форму очертаний в плане), генетические признаки (Werth, 1909; Gregory, 1913, 1927;

Лаппо, 1940; Зенкович, 1954; Леонтьев, 1955; Каплин, 1962; Геологический словарь, 1973; Словарь общегеографических терминов..., 1975, 1976; Шукин, 1980, и др.). В широко известных океанологических работах по классификации морей, океанических бассейнов и проливов (Зубов, Эверлинг, 1940; Муромцев, 1951; Зубов, 1956; Гершанович, Муромцев, 1986; и др.) констатируются кроме морей лишь две главные разновидности краевых бассейнов: заливы и бухты. При этом во многих руководствах и справочных изданиях неизменно подчеркивается специфика комплекса океанологических признаков заливов и бухт без дальнейшей, однако, их детализации и систематики.

В приводимых ниже характеристиках основных категорий краевых бассейнов используются признаки наиболее существенные с точки зрения эколога и гидробиолога.

Залив – часть океана или моря, вдающаяся в сушу и не отделенная слишком узким проливом (горлом) или резким изменением глубин (порогом); имеет свободный водообмен и находится под влиянием прилегающих вод внешнего бассейна и вод материкового стока, а также местных климатических условий, модифицирующих характеристики поверхностного слоя (Лаппо, 1940; Гершанович, Муромцев, 1986). Заливы различаются глубоководные (океанические и морские излучины) и внутришельфовые с глубинами менее 200–300 м. Наряду с различными характерными формами (излучины, округлые, воронкообразные, удлиненные и разветвленные заливы) к разновидностям залива как родового понятия относятся риасы, губы, фьорды, устьевые лиманы, бухты, ковши, лагуны (гаффы).

Бухта – небольшая часть акватории океана или моря, относительно слабо вдающаяся в сушу, но отграниченная от открытых вод островами, мысами, косами; по микрорежиму вод может несколько отличаться от прилегающего открытого района (Гершанович, Муромцев, 1986). Характерным признаком бухты считаются обычно округлые ее очертания при сравнительно небольших размерах (на севере - по: С.Д. Лаппо, 1940 – с радиусом около 1 км и менее).

По взаимному расположению различаются внешние и внутренние заливы и бухты: залив в заливе, бухта в бухте, залив в бухте и бухта в заливе (Гершанович, Муромцев, 1986).

Ковш – чаще всего это внутренняя бухта или полуизолированный более крупный бассейн с котловиной, отделенный узким проливом и (или) мелководным или литоральным порогом; при достаточной глубине котловины для внутренних ковшей бореально-арктической зоны характерно сильное сезонное или стабильное круглый год расслоение водной толщи. По типу перемешивания – голо- и меромиктические бассейны.

Лагуна (гафф) – полуизолированный мелководный (плесовый) водоем; воды модифицированы, весной и летом – слабое, легко нарушаемое расслоение водной толщи. Исключительно голомиктические бассейны, но зимней термической конвекции в высоких широтах может препятствовать сплошной ледово-снежный покров. В литературе к лагунам и гаффам иногда относятся и совершенно изолированные от моря полосой береговых валов и пересыпей прибрежные водоемы (Геологический словарь, 1973). Такие полностью изолированные водоемы с сохраняющимися морскими условиями (солевой состав вод, морская флора и фауна) должны относиться к реликтовым озерам морского генезиса (Hutchinson, 1957) или искусственно отсеченным бассейнам.

Ри́асы – более или менее глубокие внутришельфовые заливы воронкообразной или почти треугольной формы с дном, постепенно поднимающимся к вершине, переходящей в эстуарий. Хотя не все источники указывают наличие реки в числе обязательных признаков (Лаппо, 1940), и генетически, и по названию риасы (испанское rías – множественное число от ría – устье реки; залив, примыкающий к устью реки) – это заливы, образовавшиеся в результате ингрессии моря в низовья речных долин (обычно на гористых побережьях – Шукин, 1980, с. 383). По экологическим критериям именно наличие реки (и эстуария) следует считать

одной из основных характеристик этого типа залива. Другой важный признак - это постепенное поднятие дна и сужение залива к вершине, сильно изменяющие параметры прилива (см. с. 113). Почти такое же толкование риасов дает Словарь общегеографических терминов (1976): устье реки; узкий залив с постепенно убывающей к вершине глубиной, но в отличие от фьорда - более короткий и без резких изломов глубин (без порогов); клинообразно сужающийся от устья к вершине залив. Среди генетически однородных заливов-риасов следует различать большие риасы треугольной (воронообразной) формы (например, Бристольский, Мезенский заливы) и небольшие удлиненные заливы, которым больше подходит название губы.

Губа - широко распространенное на нашем Севере название продолговатого обычно залива с рекой в его вершине. Близкое понятие на английском языке - inlet (Щукин, 1980). Многие заливы, носящие на картах название „губа", не вполне или совершенно не подходят под это определение. В некоторых случаях небольшой удлиненный залив, называемый обычно губой, имеет только впадающие в него ручьи. Экологически наиболее существенный признак губы в отличие от фьорда или фьордоподобного залива - это отсутствие хорошо выраженного подводного порога на входе, а также сравнительно меньшая длина („губы" Ярнышная, Дроздовка на Мурмане).

Фьорд (фиорд; норвежское, англ. fjord). Как вполне определенное геоморфологическое понятие - это узкий, глубокий и длинный (до десятков и сотен километров) залив, отделенный порогом от глубин моря (большей частью с крутыми и высокими скалистыми берегами и корытообразным поперечным профилем). Фьорды и фьордоподобные заливы часто имеют узкие боковые ответвления (разветвленные заливы) и относительно более широкие бассейны, в свою очередь отделенные обычно порогом в сочетании с узким длинным проливом (горлом). В некоторых случаях относительно более широкие и глубокие (с котловинами) участки, разделенные узкими и мелководными проливами, образуют цепочку бассейнов-ковшей с нарастанием изоляции от устья к вершине. Пример - „губа" (фиард - см. ниже) Ивановская на Восточном Мурмане, которая представляет собой результат работы ледника в бассейне, образованном сложной системой субпараллельных берегу (дискордантных) и поперечных тектонических разрывов, воронок и складчатых поднятий (даек).

Среди фьордоподобных заливов выделяются так называемые фиарды и фёрды, характерные для низкогорных и равнинных побережий с ледниково-эрозионными формами рельефа (Werth, 1909; Gregory, 1913, 1927; Каплин, 1962). П.А. Каплин вслед за Дж. Грегори все подобные заливы, представляющие переходные формы к фьордам (фиордам) горных побережий, объединяет под общим названием фиардов.

С гидробиологической точки зрения существенно то, что глубокие (в сотни метров) впадины фьордов горных стран по условиям существования и составу донного населения больше соответствуют батиали соседних открытых районов океана. А сравнительно неглубокие (в десятки метров) впадины фиардов располагаются в пределах сублиторальной зоны, хотя и могут резко отличаться по условиям среды и населению от соответствующих глубин сублиторали открытого моря.

Как правило, во фьорды и фьордоподобные заливы впадают реки. Благодаря обильному пресному стоку и пониженному приливному водообмену с морем (изоляция расстоянием) создается своеобразный гидрологический режим этих бассейнов - сильное или стабильное круглый год расслоение толщи вод. Встречаются все 3 основных типа термической конвекции вод: голо-, гетеро- и меромиктический (см. с. 124.

Устьевой лиман - залив в морях без приливов, обычно удлинённый, представляющий собой затопленную морем устьевую часть долины равнинной реки или ее рукава и отделенную от моря наносной косой-пересыпью, баром. Бывают открытые в сторону моря (типа губы) и закрытые (полуизолированные) лиманы; они могут быть глубоководными (с котловиной до десятков метров) или мелководными, не отличаясь по существу от лагун.

Эстуарий. Физико-географические определения эстуария (в том числе и действующего океанологического ГОСТа) в большинстве существенно не отличаются от определений риасов. Так, в словаре И.С. Щукина (1980, с. 504) эстуарий - это „воронкообразный суживающийся к вершине залив, образующийся в результате подтопления низовьев речной долины и преобразованный воздействием речного и приливного факторов" И в более раннем определении С.Д. Лаппо (1940, с. 13), эстуарий - это устье реки в виде воронкообразного залива, „в котором нельзя отличить границу между рекой и морем".

Больше, однако, отвечают существу дела те определения, в которых главным и определяющим считается не геоморфология, но особенный тип взаимодействия пресных и морских вод,[12] при котором всегда возникает горизонтальный, а в двухслойном эстуарии и вертикальный градиент солености (Day, 1951; Ketchum, 1951; Pritchard, 1967; Одум, 1975; Хлебович, 1986а). Эстуарий в таком понимании может занимать в зависимости от объема пресного стока и морфологии, степени изоляции бессейна пространство всего залива (фьорда, фиарда, губы) либо только определенную его часть. Это может быть открытая, прилегающая к устью реки вершина залива или замкнутый полуизолированный внутренний бассейн (бухта, ковш, лагуна), а также отсеченная зарегулированная акватория.

С гидробиологической и экологической точки зрения бо́льшую конкретность и пространственную определенность вносит в понятие эстуария представление Кинне (Kinne, 1971) о хорогалинной зоне, и его предложение считать эту зону с критической соленостью 5–8‰, разделяющую морскую и пресноводную фауны (и экосистемы), ядром эстуария. Развивая это положение, В.В. Хлебович (1986а, 1986б) предлагает „считать эстуарием зону смешения морских вод с речными, заселенную специфически эстуарными (солоноватоводными. - В.С.) организмами, имеющими центром развития зону критической солености и не встречающимися в истинно пресных и полносоленых водах", с верхней и нижней границами по солености 1–3 и 18–24‰ соответственно. А.К. Виноградов (1986) выделяет границу хорогалинной зоны 22–26‰ Биологически считается также возможным определять верхнюю (по течению) границу по исчезновению широко эвригалинных морских форм, а нижнюю - по исчезновению наиболее эвригалинных пресноводных форм (Хлебович, 1986б).

Из вышесказанного можно заключить, что эстуарий (по смыслу термина „aestuarium" - затопляемая приливом устьевая область реки) не является строго определенной формой залива и должен быть исключен из основных его морфологических категорий. Вместе с тем очевидно, что гидробиологические критерии равно применимы и к устьевым лиманам в морях без приливов, и к открытым частям некоторых сильно опресненных внутриматериковых морей с приливами (Белое море). Однако ни в первом, ни во втором случае нельзя было бы сказать, что для такого рода „эстуария" характерен специфически эстуарный тип взаимодействия морских и пресных вод с горизонтальным градиентом солености. Поэтому, если придерживаться и этого последнего принципа, то к эстуариям можно отнести любые замкнутые или полузамкнутые бассейны с приливным перемешиванием морских и пресных вод, относительно постоянной хорогалинной зоной (ядром эстуария) и соответствующей солоноватоводной фауной и флорой.

Среди самых малых форм краевых бассейнов выделяются еще так называемые литоральные ванны. В полной мере к ним относятся лишь те небольшие мелководные бассейны - переходный тип к лагунам, или гаффам, которые находятся в зоне штормового заплеска, или водоемы, связь которых с морем вследствие полуме-

---

[12] Типы взаимодействия морских и пресных материковых вод с отбором рациональных элементов различных частных классификаций устьевых областей рек и процессов перемешивания вод сведены в единую систему, соответствующую общей постановке проблемы, А.Н. Пантюлиным (1983).

сячных квадратурно-сизигийных колебаний уровней полных вод прерывается более, чем на 2-3 суток (5-6 полусуточных приливных циклов). Этот срок, по-видимому, достаточен для формирования специфических условий микростратификации вод и значительного изменения их солености (Жюбикас, 1968).

6.4. Параметрическая классификация морских краевых бассейнов и основные экосистемные закономерности

Уже из краткого анализа главных океанографических факторов - степени открытости или замкнутости, морфометрии, структуры вод, типов перемешивания, биологической зональности и др. - становится ясно, что имеющую прогностическую ценность классификацию морских бассейнов иерархического типа можно построить только в первом приближении. Такого типа классификация разработана, например, для морей Мирового океана (Гершанович, Муромцев, 1986).

Известны и другие принципы построения классификационных систем: конгрегационный и комбинаторный (Любищев, 1982). Используя приемлемый в данном случае комбинаторно-параметрический принцип, классификацию иерархического типа, комбинированную по двум основным признакам (размерным классам и степени изоляции), можно сочетать с дополняющими характеристиками - степенью и стабильностью расслоения вод, характером водооборота приливной призмы, типом термической конвекции и др. Один из возможных вариантов такой классификации (для краевых бассейнов бореально-арктического (гумидного по климатической характеристике) пояса) представлен на рис. 35.

Вместе с морями и озерами морского генезиса в данной классификации выделяется до 16 основных типов краевых бассейнов, с дополнительными подразделениями некоторых типов - до 24 разновидностей (рис. 35). Условно все бассейны подразделяются на четыре размерные класса (1-4, по столбцам схемы) и 7 групп по степени изоляции (I-УII, по строкам). Среди этих групп различаются морские, солоноватоводные и пресноводно-морские бассейны - от полностью открытых до полуизолированных природных, а также искусственно отсеченных бассейнов (бассейны ПЭС - при некоторых ненормальных, в нарушение проектных по экологическим требованиям режимах) и „реликтовых" озер, в которых сохраняются еще морские условия наряду с пресноводными в верхнем слое (бассейны типа озер Могильного, Найтинат, Сакинау и т.п.), и которые полностью еще не утратили связи с морем. К числу последних могут относиться и бассейны, эволюционирующие в обратном направлении, но сообщение которых с морем не развилось еще в достаточной мере для перехода от меромиксии к другим типам термической конвекции. УII тип - прибрежные пресноводные озера морского генезиса - выделяется для перехода к лимнологическим классификациям.

В наибольший размерный класс в классификацию могут быть включены большие примыкающие к материкам котловинные океанические бассейны (отграниченные срединно-океаническими хребтами и поднятиями) и самые крупные открытые заливы-излучины типа Бискайского, Аляски, Гвинейского, Бенгальского, Большого Австралийского, хотя три последних относятся к другим климатическим зонам. К этому же (1-му) размерному классу относятся и моря бореально-арктического пояса - на основании комплекса тех океанографических характеристик, которые используются в типологии морей Мирового океана (Муромцев, 1951; Гершанович, Муромцев, 1986).

Моря по степени изоляции относятся лишь к первым трем группам (I-III) - от окраинных открытых до полузамкнутых и полуизолированных внутриматериковых (рис. 35). Наибольшая степень (III) изоляции моря - это отделение его узким проливом-горлом с глубинами около или меньше глубины залегания границы раз-

ХАРАКТЕРИСТИКА ВОД:	М О Р С К И Е И	
Размерные типы бассейнов	Океанические и морские бассейны	Крупные заливы, фьорды, большие внутриматериковые бассейны
Водооборот приливной призмы:	Ч а с т и ч н ы й	
Слабая изоляция; открытые; Котловины. Водообмен свободный, прибойность сильная	I-1а. Океанические бассейны I-1б. Окраинные открытые моря	I-2а. Глубокие заливы (200–300 м) I-2б. Шельфовые заливы-риасы
	С л а б о р а с с л о е н н ы е	
	Гетеромиктические	Голомиктические
Бассейны полузамкнутые; Плёсы. Без порога или порог глубже границы верхней и нижней структурных зон	II-1а. Плёсовое море (внутриматериковое) Голомиктическое II-1б. Полузамкнутые (заостровные) моря	II-2а. Заливы и районы в шхерах С е з о н н о II-2б. Заостровные глубокие бассейны
	С т а б и л ь н о и с и л ь н о Гетеромиктические* и голомиктические	
Бассейны полуизолированные; С порогом; и узким гордлом; Котловины. Порог выше или у границы раздела структурных зон	III-1. Внутриматериковые моря с котловинами а) Гетеро- и б) Меромиктические	III-2. Внутренние фьорды, глубокие бассейны С т а б и л ь н о и с и л ь н о а) Голо- и б) Меромиктические
Плёсы и котловины. Порог мелководный (ниже 0 глубин) или литоральный неосыхающий	У с и л е н и е р а с с л о е н (ия) г л у б и н о й (сте)п е н ь ю и з о л я ц и и б а с с е й н а	
Осыхающий порог, фильтрующая перемычка, дамба		
Полная изоляция (Сильная). Котловины. Полностью отделившиеся от моря водоёмы		

Слева вертикально: Полная Сильная ← ИЗОЛЯЦИЯ → Слабая

*Этот тип перемешивания имеют все полузамкнутые глубокие моря, кроме Японского и Баффинова (Гершанович, Муромцев, 1986).

Рис. 35. Типы морских краевых бассейнов бореально-арктической зоны.

УМЕРЕННОЙ И СУБАРКТИЧЕСКОЙ ЗОНЫ

С О Л О Н О В А Т Ы Е			ПРЕСНОВОДНО-МОРСКИЕ ВОДОЕМЫ	ПРЕСНОВОДНЫЕ ОЗЕРА
Среднего (> 10 миль) размера заливы, фьорды, губы, их внутренние бассейны		Небольшие (< 8–10 миль) заливы, бухты, ковши, лагуны и т.п.		
		П о л н ы й	П о л н ы й или отсутствует	—
I-3. Заливы с широким открытым устьем, эстуарии п р и б р е ж н ы е Голомиктические	100%	I-4. Открытые небольшие губы, бухты, эстуарии в о д ы Голомиктические		
II-3а. Внешние бассейны фьордов и т.п. р а с с л о е н н ы е II-3б. Глубоко врезанные фьорды, губы р а с с л о ё н н ы е	100% ⟵	II-4. Закрытые небольшие губы, заливы, бухты С л а б о расслоённые Голомиктические		
III-3. Боковые ответвления фьордов, внутренние бассейны р а с с л о ё н н ы е а) Голо- и б) Меромиктические	Степень водообмена	III-4. Внутренние бассейны, глубокие ковши фьордов, губ С е з о н н о расслоённые Голомиктические		
в о д	⟶	IV-4. Внутренние бассейны-ковши, лагуны, ванны С и л ь н о	расслоенные Голомиктические	
с т е -	10%	V-4. Верхние бассейны губ, ковши		
	<10%	С т а б и л ь н о расслоённые Меромиктические	VI. „Реликтовые" озера, отсеченные бассейны	
	0%			VII. Озера морского генезиса

дела гидрологических структурных зон. Расслоение вод в полуизолированных морях в целом стабильное круглый год. По типу термической конвекции – это моря или гетеромиктические (Белое море, Гудзонов залив), или меромиктические (Черное море). В полузамкнутых морях (тип II) в зависимости от глубины расслоение вод или сезонное, или стабильное (моря со своими структурными зонами). Соответственно и по типу конвекции они или голомиктические (Азовское море), или гетеромиктические (Охотское, Северное, Берингово моря). В открытых окраинных морях степень и стабильность расслоения вод определяются соотношением их максимальной глубины и глубины зимней конвекции на большей части акватории. Те окраинные моря, в которых выделяется по вертикали более одной гидрологической структурной зоны, по типу перемешивания вод – гетеромиктические (моря Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское и Чукотское).

К большим открытым заливам группы I-2 относятся заливы с шириной входа или глубиной вреза обычно более 100 км, из глубоких – такие как Вест-фьорд и Варангер-фьорд на севере Норвегии и СССР, внешняя открытая часть Осло-фьорда с примыкающей к нему северной частью бассейна (пролива) Скагеррак, Кроноцкий залив-излучина на востоке Камчатки и др., из относительно мелководных, шельфовых – залив Фанди, Бристольский залив на юго-западе Англии, заливы Анадырский, Бристольский и Нортон в Беринговом море, Пенжинский (Шелихова) залив в Охотском море и др. Именно от устья к вершине больших риасоподобных заливов типа залива Фанди, Бристольского. в Англии и Пенжинского (вместе с одноименной губой) в несколько раз нарастает величина прилива.

Переходными к следующему типу I-3 открытых заливов являются такие заливы,как Мезенский в Воронке Белого моря, залив Сен-Мало на северо-западе Франции. В полной мере к этому типу относятся многие заливы-риасы на атлантическом побережье Испании и Франции, Мотовский залив Баренцева моря.

К типу I-4 небольших заливов на Севере относятся открытые на входе, с относительно широким устьем слабо удлиненные губы типа Зеленецкой Западной, Долгой, Териберской, Ярнышной, Дроздовки на Мурмане и т.п.

Водообмен открытых заливов всех трех размерных групп свободный, циркуляционного типа. Воды круглый год хорошо перемешаны, летом структура вод слабо стратифицированного прибрежного типа. В глубоких заливах стабильное расслоение вод если и имеет место, то соответствует таковому прилегающей части открытого моря в данном районе. В мелководных заливах стратификация вод обычно высокая только в сравнительно закрытой эстуарной зоне в вершине и при значительном речном стоке.

Состояние литоральных и сублиторальных биоценозов зависит от степени прибойности, величины прилива, геоморфологии литорали и дна залива (величин уклонов, экспозиции) распределения фаций грунтов, типов донных отложений. При высокой степени прибоиности (I и II) в открытых заливах литоральные сообщества, особенно на крутых скалистых участках берегов, сильно обеднены (Гурьянова и др., 1928-1930а). Наиболее благоприятными для развития литоральной флоры и фауны оказываются только относительно хорошо защищенные от волнения средние и расположенные ближе к вершине незамерзающие участки небольших губ, находящиеся в условиях III и IУ степеней прибойности и нормальной для данной местности высоты прилива, – бассейны типов I-4, II-4, а также закрытые части не сильно изолированных бассейнов других типов в морях с приливами. Зональность литоральной флоры и фауны во всех этих случаях типичная (по фукоидам на Мурмане - прямая, Гурьянова и др., цит. выше), продуктивность экосистемы литорального и верхнесублиторального (циркумлиторального) контуров – наибольшая (Голиков и др., 1985). В малых полнооборотных бассейнах биомасса и продуктивность сообществ литорального контура, хотя с нарастанием изоляции и убывают постепенно, остаются все еще высокими вплоть до степени изоляции, соответствующей типу IУ-4, и кроме углов наклона литорали, по-видимому, прямо пропорциональны при прочих равных условиях величине прилива, определяющей ширину литорального кон-

тура. Для формирования запасов сублиторальных лиминариевых водорослей наиболее благоприятны условия открытых акваторий сравнительно мелководных заливов I и II типов. Определяющие факторы – высокая подвижность вод и наличие твердого каменисто-валунного субстрата.

Вторая по степени изоляции группа заливов – это защищенные на входе мысами и островами полузамкнутые акватории с нормальной для данного района высотой прилива и свободным внешним водообменом. К типу II-2 могут быть отнесены: заливы большие, мелководные, закрытые мысами, полузамкнутые, типа Чешской губы и шхерные прибрежные районы; большие и глубокие заостровные бассейны – внешние закрытые акватории крупных фьордов, некоторые бассейны в Канадской Арктике. В типе II-3 различаются следующие акватории: средней величины внешние, закрытые островами и мысами бассейны фьордов, например неполнооборотная губа Колоколкова на юго-востоке Баренцева моря, и глубоко, на многие десятки километров врезанные в сушу главные „каналы" фьордов и других длинных заливов без порога или с глубоководным порогом (типа Кольского залива).

Хотя обмен вод заливов этого типа с открытым морем или океаном практически свободный, сообщение через проливы, а также наличие порога, пусть и глубоководного, при входе в бассейны с глубокими (порядка сотен метров) котловинами могут создавать предпосылки для формирования собственной вертикальной структуры вод, отличающейся от таковой открытых районов меньшей толщиной соответствующих слоев. Соленость обычно понижена, поверхностный слой летом более прогрет.

В бассейнах II-3б типа при повышенном материковом стоке (например, в средних, закрытых участках норвежских фьордов) поверхностное опреснение верхнего (приливного) слоя при умеренном его перемешивании достигает такой величины, что расслоение вод становится настолько устойчивым, что сохраняется не только летом и осенью, но почти круглый год. В последнем случае для водообмена большее значение по сравнению с приливом приобретают стоковые поверхностные и компенсационные глубинные (внутрь бассейна) течения; роль термической конвекции отступает на второй план, особенно в южных районах умеренной зоны.

Прилив как водообменный фактор наибольшее значение приобретает в полнооборотных бассейнах II-4, а также III-4 типов. К типу II-4 относятся небольшие, обычно до 10 миль, губы и бухты (губы Ара и Дальне-Зеленецкая на Мурмане, Лумбовский залив в Воронке Белого моря и т.п.). Структура вод практически не отличается в них от прибрежной в открытых районах.

В глубоко врезанных в сушу фьордах и губах II-3б типа состав флоры и фауны, зональное распределение растительности и животного населения заметно меняются по мере продвижения от внешних, ближайших к открытому морю участков по направлению к вершине даже при отсутствии длинного узкого горла и мелководного порога в силу одной только изоляции расстоянием. Происходит обеднение флоры и фауны, подъем нижней границы растительности – так называемый „эффект фьорда" (Дерюгин, 1915; Jorde, Klavestad, 1963). Подъем границы растительности может быть связан с описанным выше перемещением вверх границы между структурными гидрологическими зонами и уменьшением толщины верхних слоев воды по мере изоляции бассейнов.

В умеренной зоне во внешних частях фьордов преобладают обычно бореальные, в том числе лузитанские, формы, но по мере продвижения внутрь и в боковые ответвления фьорда или длинной губы фауна приобретает более холодноводный облик – состоит преимущественно из арктическо-бореальных видов (Brattegard, 1966). Это может объясняться несколько более низкой, чем на тех же глубинах в открытом море, температурой глубинных вод внутренних частей губ и фьордов даже при отсутствии отделяющего их мелководного порога.

К третьей по степени изоляции группе кроме внутриматериковых морей с котловинами, изолированных длинным, узким и мелководным проливом, относятся прежде всего полуизолированные внутриматериковые части фьордов. Условно

можно выделить фьорды, общая длина которых порядка 100 км и более (такие как Согне-фьорд в Норвегии, Готхобс-фьорд в Гренландии, залив Линн с проливом Чатем в Британской Колумбии), средней величины полуизолированные бассейны и небольшие, длиной несколько километров, полнооборотные внутренние ковши, бухты, боковые ответвления фьордов и губ. К последним, типа III-4, бассейнам относятся и рабочие бассейны немногих уже построенных приливных электростанций. (Ясно, что увеличение протяженности бассейна ПЭС сверх определенного критического размера (см. рис. 33) не может дать дополнительного прироста энергии, так как не будет срабатываться весь объем приливной призмы). При значительном увеличении площади акватории неполнооборотного полуизолированного бассейна возрастает экологическая роль внутреннего водообмена: возникают собственные, типа геострофических, системы плотностных и ветродрейфовых течений, увеличивается высота волн и сила прибоя и т.д. (Белое море).

В III группе бассейнов так же, как и в группе II, степень и стабильность расслоения вод возрастают с уменьшением роли приливного водообмена при переходе от небольших полнооборотных бассейнов к более крупным неполнооборотным водоемам 3, 2 и 1 размерных классов и с соответствующим увеличением их глубины (рис. 35). Со степенью и стабильностью стратификации вод связан тип их перемешивания, признаки гетеро- и меромиксии сочетаются лишь со стабильным расслоением вод. В бассейне типа III-4 изоляция значительная, но приливной водообмен снижен ненамного.

В природе и при искусственной изоляции можно проследить весь ряд степеней снижения приливного водообмена небольшого бассейна от 100% до практически полной изоляции. Как показали исследования в бассейне опытной ПЭС и водоемах-аналогах, степени водообмена 60-70%, 40-50%, 20-30%, 10% и менее соответствуют различной тяжести экологических последствий - от заметного снижения биопродуктивности и потери части биоресурсов до необратимых нарушений (Семенов и др., 1984). Специальные исследования в связи с первым вариантом проекта Кольской ПЭС на Восточном Мурмане позволили установить допустимую предельную величину снижения водообмена в среднем не ниже 92-94%. По экологическим требованиям не следует снижать водообмен меньше этого значения.[13] С другой стороны, при увеличении его выше указанных пределов сооружение ПЭС при существующих ценах на электроэнергию может быть нерентабельным.

Многолетние наблюдения в бассейне Кислогубской ПЭС показали, что после почти полного уничтожения морской прибрежной экосистемы при относительном приливном водообмене менее 10% (в результате неправильной эксплуатации) и при последующем увеличении его до 20-30% заметных экологических улучшений практически не было. Только при водообмене порядка 40% стали возобновляться поселения некоторых литоральных организмов и началось частичное восстановление морских литоральных сообществ.

Большое значение водообмена для увеличения биологической продуктивности зарегулированного бассейна находит подтверждение в сопоставлении вещественных и энергетических потоков в водных экосистемах: чем больше разомкнуты материальные потоки внутри экосистемы и чем обильнее пополняются они из внешнего источника, тем в большей мере возможна интенсификация биологической продукции (Глушакова, Николаева, 1980; Хайлов, 1982).

Как было показано выше, в небольших бассейнах под влиянием мелководного порога или при резком сужении устья вместе со снижением водообмена происходит трансформация параметров прилива, от которых зависят режим осушения-затопления и биологическая зональность литорали. Кроме того, степень и устойчивость рассло-

---

[13] Для каждого конкретного проекта пороговое значение относительной величины приливного водообмена требует специального уточнения с учетом расходов пресного стока.

ения вод также возрастают с уменьшением объема поступающих с приливом вод и увеличением относительного количества пресных вод материкового стока во внешнем водообмене.

В соответствии с характером этих изменений в 4-м размерном классе выделяются по степени изоляции еще два самостоятельных типа бассейнов: 1У-4 и У-4 (рис. 35). К типу 1У-4 относятся бассейны с мелководным порогом, расположенным значительно выше границы раздела структурных зон, но обычно несколько ниже нуля глубин (центральный бассейн губы Ивановской выше „Первых порогов", Бабье море за о-вом Великий в Белом море и другие аналогичные бассейны-ковши). Уменьшение величины прилива на 10-30% (во втором бассейне губы Ивановской) до 50% и более (Бабье море). Расслоение вод сильное, но зимняя конвекция идет, как правило, до дна. Летом в условиях субарктической переходной зоны Мурмана приливное перемешивание при сравнительно высоком приливе частично выравнивает температуру вод - до низкой положительной в глубинном и придонном слоях, либо конвекция изначально идет при такой температуре (в умеренной зоне - Dybern, 1967). При низком приливе в условиях ступенчатой изоляции (Белое море-Ругозерская губа-Бабье море) сохраняется отрицательная температура глубинных и придонных вод. Вследствие сглаживания полумесячных неравенств сизигийных и квадратурных малых вод выпадает нижний отдел литорали, его виды-доминанты исчезают или переходят в верхнюю сублитораль (циркумлитораль).

Тип У-4 - это полуизолированные бассейны с литоральным неосыхающим порогом, гребень его у отметки или несколько выше среднего уровня моря (СУМ), либо может доходить до уровня квадратурных полных вод (третий от устья бассейн губы Ивановской, бассейн-ковш Кота-Ярви[14] в вершине Ара-губы, лагуны в губе Черной на Новой Земле и др.). Расслоение вод очень сильное или стабильное круглый год. В первом случае температура глубинных вод в субарктической зоне отрицательная, зимой - голомиксия. Во втором случае температура в глубинах котловин низкая положительная, по типу перемешивания - меромиктические бассейны. В приливных колебаниях уровня внутри бассейна долгопериодная полумесячная составляющая по амплитуде равна или преобладает над полусуточными или суточными колебаниями. В результате чередования длительных, до 5-6 суток, периодов осушения и затопления литоральной зоны выпадают сообщества среднего, наиболее продуктивного отдела литорали.

Далее, рассмотрим подробнее закономерные биономические изменения на литорали при трансформации прилива на примере каменисто-валунной и скалистой литорали бассейнов Мурмана.[15] В случае нормального 100%-ного приливного водообмена в условиях III или 1У степени прибойности в бассейнах типов 1-4 и II-4 или в закрытых участках более крупных бассейнов I и II группы вертикальное распределение флоры и фауны четко выраженное зональное, по доминирующим и характерным видам литораль подразделяется на три отдела („горизонта") (Гурьянова и др., 1928-1930а; Гурьева, 1948). Верхний отдел занимают Littorina saxatilis, Pelvetia canaliculata, Semibalanus balanoides. Во втором отделе, примерно между уровнями полных и малых вод квадратурных приливов, доминируют Fucus vesiculosus, Ascophyllum nodosum Fucus distichus, Semibalanus balanoides, а также в благоприятные для них многолетние периоды - моллюски Mytilus edulis. Биомасса фукоидов - основных литоральных продуцентов - может достигать 20-30 кг/м^2. В этом отделе может наблю-

---

[14] Был изучен в 20-е годы (Гурьянова и др., 1930б), в настоящее время порог засыпан дорожной насыпью, и сообщение с морем прекращено.

[15] Описанная здесь закономерность выявлена при участии Е.И. Жукова (1986), работавшего в составе наших экспедиций на Мурмане; им было отмечено последовательное (с нарастанием изоляции) „погружение" литоральных отделов и этажей.

даться как прямая (пояс F. vesiculosus выше пояса A. nodosum), так и обратная стратификация в распределении доминантов (A. nodosum выше F. vesiculosus и F. distichus), более характерная наряду с видовым и количественным обеднением флоры и фауны для сильно удаленных от океана или полузамкнутых затишных участков бассейнов (Гурьянова и др., 1928-1930а). В нижнем отделе литорали доминирует не один, а представлены почти в равных количествах несколько видов макрофитов (так называемая мозаика водорослей). Для Мурмана типичны Rhodimenia palmata, Fucus serratus, Halosaccion ramentaceum, Chorda filum, Acrosiphonia arcta и др. Часто F. serratus образует здесь самостоятельный пояс. Из беспозвоночных в нижнем отделе сосредоточено большое количество молоди мидий. В нормальных условиях средний и нижний отделы наиболее продуктивны.

В полуизолированном мелководным порогом бассейне (в губе Ивановской выше Первых порогов), но при еще высоком, не ниже 70-75%, приливном водообмене на литорали сохраняются почти все доминирующие и характерные виды: Littorina saxatilis, Pelvetia canaliculata, Semibalanus balanoides, Fucus vesiculosus + Mytilus edulis, Ascophyllum nodosum; внизу мозаика водорослей (т.е. зональность) практически та же самая, но пояс F. serratus расположен ниже нуля глубин.

Для литорали полуизолированного беломорского Бассейна, где в ряде районов параметры прилива трансформированы, отмечалось выпадение из осушной зоны поясов F. serratus и мозаики водорослей нижнелиторального отдела, а также обратная стратификация фукоидов в среднем отделе либо полное выпадение пояса Ascophyllum (Дерюгин, 1928).

При сокращении водообмена до 9-13% (третий бассейн губы Ивановской выше Вторых порогов) на литорали из доминирующих и характерных форм остаются подвижные Littorina saxatilis (верхний и средний пояса) и прикрепленные Fucus vesiculosus и Mytilus edulis (в нижнем поясе). Большинство видов нижнего (в норме) отдела и часть поясов средней литорали или погружаются в сублитораль (Fucus serratus и часть оставшихся видов из мозаики водорослей), или вовсе исчезают (пояса A. nodosum, Pelvetia canaliculata). Примерно в таком же наборе отмечено погружение сообществ и отдельных видов в полуизолированных лагунах в губе Черной на Новой Земле (Гурьянова, Ушаков, 1928). По-видимому, и здесь имеются те же условия осушения литорали и характер приливных колебаний уровня лагун, сходные с отмеченными нами колебаниями в верхнем бассейне губы Ивановской (рис. 30,А).

И наконец, при наиболее высоком положении литорального порога, например около 2.7-3 м над нулем глубин в бассейне-ковше Кота-Ярви, характерно исчезновение с литорали последнего из основных продуцентов (Fucus vesiculosus), который отмечался здесь только ниже зоны осушки. Наполнение и опорожнение бассейна Кота-Ярви осуществлялось в период сизигийных полных вод (Гурьянова и др., 1930б). Таковы основные биономические изменения на каменисто-валунной и скалистой литорали Мурмана вплоть до практически полного исчезновения литорали с увеличением изоляции бассейнов, сопровождающейся снижением в десятки и сотни раз биологической продуктивности морского литорального контура.

Интересные изменения происходят в связи с долгопериодной трансформацией прилива в полуизолированных бассейнах типа У-4 (см. выше, рис. 30,А; 31) в экологических литоральных группировках Дю Ри-Мокиевского. Так, например, в бассейне Кислогубской ПЭС некоторые из организмов пассивно-псевдолиторального (по: О.Б. Мокиевский, 1969) комплекса - малоподвижные моллюски Littorina littorea, Testudinalia tesselata (взрослые особи), в условиях нормальной, состоящей из трех топографических отделов литорали приуроченные обычно к какому-либо одному ее отделу или этажу, при нестабильном среднесуточном уровне и нарушении литоральной зональности начинают вести себя как активно-псевдолиторальные. Однако в отличие от этих последних они перемещаются вверх и вниз не

в такт полусуточным или суточным приливным колебаниям уровня, а следуют за долгопериодными смещениями среднесуточного уровня, нерегулярными либо полумесячного периода, обусловленными сизигийно-квадратурными или тропическими неравенствами приливов. Указанные виды вместе с некоторыми неподвижными организмами из гидролиторального (s. str.) комплекса, такими как Semibalanus balanoides и зеленые нитчатые водоросли, обрастающими раковины литторин и тестудиналий, образуют дополнительный к семи уже известным мигрирующий псевдолиторальный комплекс (синузию). Неподвижные прикрепленные организмы связаны в этом пойкилолиторальном комплексе с подвижными и малоподвижными организмами форическими (по: В.Н. Беклемишев, 1970) симфизиологическими связями.

К У1 типу относятся пресноводно-морские меромиктические водоемы с резко выраженным галоклином, такие как озеро Могильное на острове Кильдине, отделенное от моря древней пересыпью. Сюда же относятся некоторые искусственно отсеченные бывшие морские акватории - верхний бассейн Канда-губы в Кандалакшском заливе Белого моря, губа Кислая в течение 4 лет (1964-1968 гг.) строительства Кислогубской ПЭС, когда ее бассейн был отделен от моря фильтрующей дамбой-банкетом, и т.д. В губе Кислой поверх морских вод был распространен слой пресной воды, по-видимому, толщиной 4-5 м, вследствие чего еще в тот период погибла вся ее морская литоральная и отчасти верхнесублиторальная флора и фауна. Частично морские виды тогда же должны были быть замещены пресноводными и солоноватоводными, как показали исследования 1983 г. - после длительных, в течение недель и месяцев остановок ПЭС при закрытых водоводах.

Кроме описанных выше в краевых бассейнах происходят и другие изменения, связанные с их частичной или полной изоляцией.

1. Плотины ПЭС, дамбы и тому подобные сооружения без специальных пропускных устройств представляют собой непосредственную преграду для подвижных, мигрирующих животных, в первую очередь таких,как китообразные, тюлени, проходные рыбы (атлантический лосось, голец и др.). Через рабочие тракты ПЭС в зоне вращающихся турбин без повреждения, по-видимому, могут проходить только сравнительно мелкие организмы и способные выдерживать очень большие скорости потока. При уменьшении степени водообмена и сужении его фронта сокращается поступление извне планктона, в том числе пелагических личинок и спор животных и растений бентоса; поступление возможно только с попутным потоком, т.е. в ограниченное время приливного цикла. Даже при отсутствии плотины биологическая изоляция бассейна с узким длинным горлом может быть следствием слабого водообмена. Это показано на примере Белого моря: теоретически, приливно-отливные колебательные движения массы воды в его Горле на расстоянии не более 10 миль должны создавать здесь гидравлическую пробку, препятствующую свободному водообмену и проникновению в Бассейн планктонных организмов (Виркетис, 1929). Однако полной изоляции все же нет, так как у Терского берега Горла преобладает приливное, а у Зимнего, восточного берега - отливное течение (Дерюгин, 1928). Точнее, здесь происходит наложение векторов приливных течений, стокового течения из Бассейна (в основном вдоль восточного берега) и компенсационного течения внутрь бассейна, благодаря чему постепенно и происходит обмен беломорских вод верхней структурной зоны (Тимонов, 1929, 1947). (Об обмене вод нижней структурной зоны говорилось выше).

2. При исчезновении пояса фукоидов и других макрофитов - основных литоральных продуцентов - в бассейне Кислогубской ПЭС при неблагоприятных условиях они замещались менее продуктивным обростом из сине-зеленых и диатомовых водорослей. Часть илисто-песчаной литорали при сокращении амплитуды прилива превращается в лайду или соленый морш с редкими поселениями организмов мало продуктивного пресноводно-морского экотонного сообщества.

3. Вследствие уменьшения скоростей течений в бассейне и снижения продуктивности биоценозов сильно сокращается круговорот биогенных элементов и мета-

болитов. Как следствие, ослабляются трофодинамические связи и экосистема переходит в более замкнутое состояние. При уменьшении водообмена и общей подвижности вод усиливается заиление дна, изменяются условия питания беспозвоночных бентоса, фильтраторы замещаются детритофагами. Создаются неблагоприятные условия для промысловых водорослей (ламинарий) и хозяйственно ценных моллюсков (мидий, исландского гребешка, модиолуса, мии и др.).

4. Как результат общего ухудшения кормовой базы, уменьшается количество рыбы и численность питающихся на акватории водоема птиц.

Рассматривая параметрическую классификацию бассейнов в качестве прогностической модели гидробиологических, экосистемных изменений в динамике естественного развития береговой зоны (в циклах морских трансгрессий и регрессий и тектонических движений суши), а также в связи с гидротехническим строительством, можно особо выделить следующие общие закономерности.

Увеличение гидробиологической изоляции как основной тренд прослеживается вдоль главной диагонали таблицы (рис. 35) – от бассейнов I-1 типа к бассейнам У и У1 типов. Увеличивается степень и стабильность расслоения вод, происходит преобразование гидрологических структурных зон. По термической конвекции гетеромиктический и голомиктический типы бассейнов сменяются меромиктическим. (Эти тенденции прослеживаются также и вдоль первого столбца схемы сверху вниз, с увеличением изоляции глубоких морских бассейнов с котловинами и по мере продвижения с севера на юг.)

Меромиксия, которая обычно связана с сильным поверхностным опреснением вод, как правило, приводит к накоплению сероводорода в водах нижней структурной зоны в котловинах бассейнов и сопровождается заморами даже в водоемах арктической зоны.

При гетеромиксии, а с нарастанием изоляции (вдоль главной диагонали) даже и при голомиксии, при постоянной отрицательной температуре глубинных вод резко уменьшается, до первых десятков метров, критическая глубина карбонатной компенсации (Замилатская и др., 1987).

Во всех случаях при меромиксии, а также в голомиктических бассейнах при сильной весенне-летне-осенней стратификации вод в бореальной и переходной субарктической зоне (при положительной температуре глубинных вод) в цикле серы преобладают процессы бактериальной сульфатредукции, что тоже приводит к повышенному растворению $CaCO_3$. Все это значительно изменяет условия биоседиментации и раннего диагенеза донных отложений.

Изменяются параметры прилива. Сначала его амплитуда нарастает (на мелководных участках, вместе с асимметрией прилива за счет возрастания амплитуды M_4 и других его короткопериодных составляющих). Затем происходит или вторичная генерация прилива уменьшенной амплитуды – в неполнооборотных бассейнах с узким горлом, или на мелководных и литоральных порогах небольших бассейнов квадратурно-сизигийные неравенства правильных приливов преобразуются в долгопериодные полумесячные колебания среднесуточного уровня бассейнов. Соответственно изменяются экосистемы и биологическая продуктивность литорального контура. Продуктивность с увеличением прилива сначала нарастает, затем при снижении его амплитуды и при „долгопериодной" трансформации прилива резко падает.

Таким образом, при экологическом прогнозировании и экологической экспертизе гидротехнических проектов параметрический принцип построения системы дает возможность предсказывать изменения важнейших океанографических характеристик и определять направление основных экосистемных изменений бассейнов при их зарегулировании.

Изменения морской биоты, происходящие в ходе естественной изоляции бассейнов, могут идти намного быстрее, чем происходила смена основных событий в четвертичном периоде в целом и в голоцене в частности, что следует учитывать при палеореконструкциях. Массовые гибель и захоронение скелетных остатков мор-

ских организмов могут быть вызваны заморными явлениями в полуизолированных бассейнах. Достаточно совсем небольших изменений уровня моря, в пределах нескольких метров, чтобы произошли очень крупные перестройки фауны, изменения состава и распределения биоценозов в парагенетическом ряду бассейнов на разных этапах изоляции.

Дальнейший прогресс исследований в краевых морских бассейнах, вероятно, может быть достигнут на пути дальнейшего углубления типологии экосистем краевых бассейнов, выяснения закономерностей их структурной организации и функционирования.

10 Заказ 1642

Глава 7

СТРУКТУРА И ИЗМЕНЕНИЯ ДОННОЙ ФАУНЫ СУБАРКТИЧЕСКИХ РАЙОНОВ

7.1. Распространение видов бентоса и вопросы биогеографического районирования северных морей

Североевропейские моря – Новержское, Баренцево, Белое и юго-западная часть Карского моря – находятся в зоне контакта арктического и бореального фаунистических комплексов или типов фауны. Наиболее сложное пространственное наложение и сочетание разнородных элементов фауны имеет место в Баренцевом море. Биогеографическая структура донной фауны осложняется здесь еще и тем, что не остается статически неподвижной. Под влиянием смещения фронтальной гидрологической зоны в многолетних циклах климатических колебаний изменяются границы распространения отдельных видов и количественные соотношения биогеографических группировок (см. раздел 7.2 данной главы). Кроме того, что это обстоятельство само по себе создает большие трудности при биогеографическом районировании, существует проблема несоответствия и противоречий результатов районирования на основе выделения биогеографических группировок по многолетним накопленным данным об ареалах видов и по материалам одной, практически единовременной съемки за 2–3-летний период.

Несоответствия могут объясняться также особенностями географического распространения различных систематических групп, а также различиями в применяемых методах. В этой главе рассматриваются результаты биогеографического районирования Баренцева моря по фауне двустворчатых моллюсков (Антипова, 1978б) и мшанок (данные Н.В. Денисенко). Материалы по моллюскам (73 вида в Баренцевом море и 41 вид в Карском) получены в период съемок бентоса ПИНРО в 1968–1971 гг. в Баренцевом море и в 1975 г. в Карском море. Данные по распространению мшанок в Баренцевом море (277 видов) были получены на основе определения материала из съемок бентоса ММБИ (МБС) КФ АН СССР в 1954–1959 гг. и 1979–1982 гг., а также съемок ПИНРО 1968–1970 гг. Для общей характеристики ареалов и биогеографической принадлежности видов все эти данные были дополнены материалами экспедиции ЗИН АН СССР в районе Земли Франца-Иосифа 1981–1982 гг. (Денисенко, Пантелеева, 1985), также литературными сведениями о распространении видов в других районах океана (около 200 источников).

Биогеографические группировки среди шельфовых видов мшанок и двустворчатых моллюсков выделены по одной методике и исходя из единого представления о границах и ранге крупных фаунистических регионов (областей). Сведения о распространении видов соотносились с границами крупных биогеографических регионов, которые согласно исследованиям многих авторов на разных группах животных (Филатова, 1957; Несис, 1958, 1965; Гурьянова, 1974; Скарлато, 1981; Семенов, 1986а) проходят примерно так, как показано на рис. 36.

На основании классификации видовых ареалов двустворчатых моллюсков, обитающих в Баренцевом и Карском морях (Антипова, 1978б), выделено 15 биогеографических группировок, соответствующих схеме Гофстена (табл. 21; рис. 37).

Примерно такое же количество группировок (17) выделяется по ареалам баренцевоморских мшанок (Гонтарь, Денисенко, 1986; Денисенко, 1988).

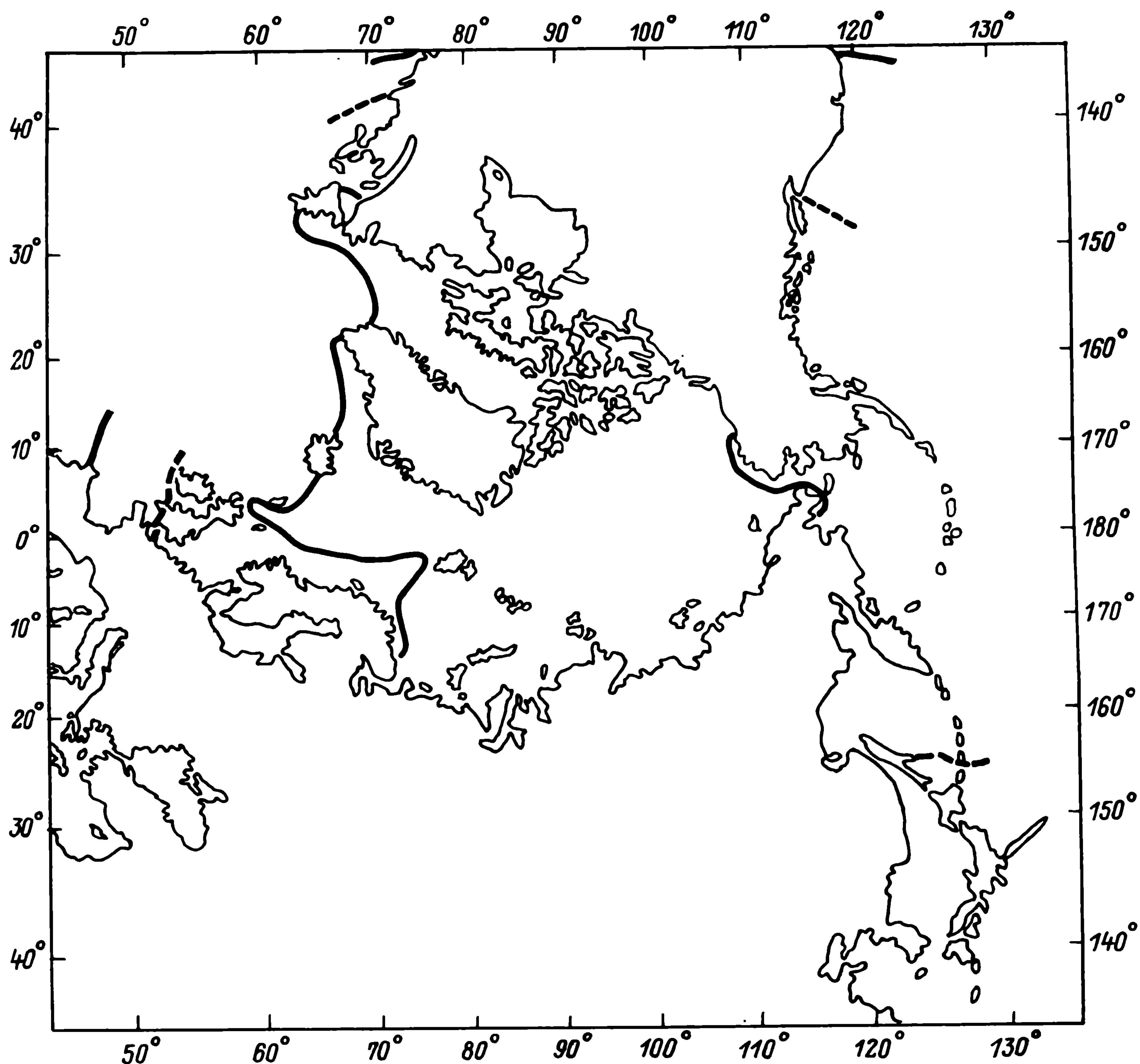


Рис. 36. Принятые границы между большими фаунистическими регионами (областями) шельфа - сплошная линия и широтными подзонами (высоко- и низкобореальной) - прерывистая линия.

Арктические элементы фауны

1. Арктические циркумполярные виды (32).
2. " евразийские виды (29).
3. преимущественно амеразийские виды (4).[1]
4. евроамериканские виды (6).

Бореально-арктические элементы фауны[2]

5. Бореально-арктические широко распространенные виды (59).
6. атлантическо-циркумполярные виды (22).
7. амфиатлантические (-евроамериканские) виды (9).
8. атлантическо-евразийские виды (12).

---

[1] В Баренцевом море встречаются в ограниченных районах, соседних с Карским морем.

[2] В группе мшанок в данном случае не выделяются в самостоятельные группировки высокобореально-арктические виды так же, как и бореально-низкоарктические и высокобореально-низкоарктические виды в связи с ограниченностью и разнокачественностью данных о распространении видов за пределами района исследований.

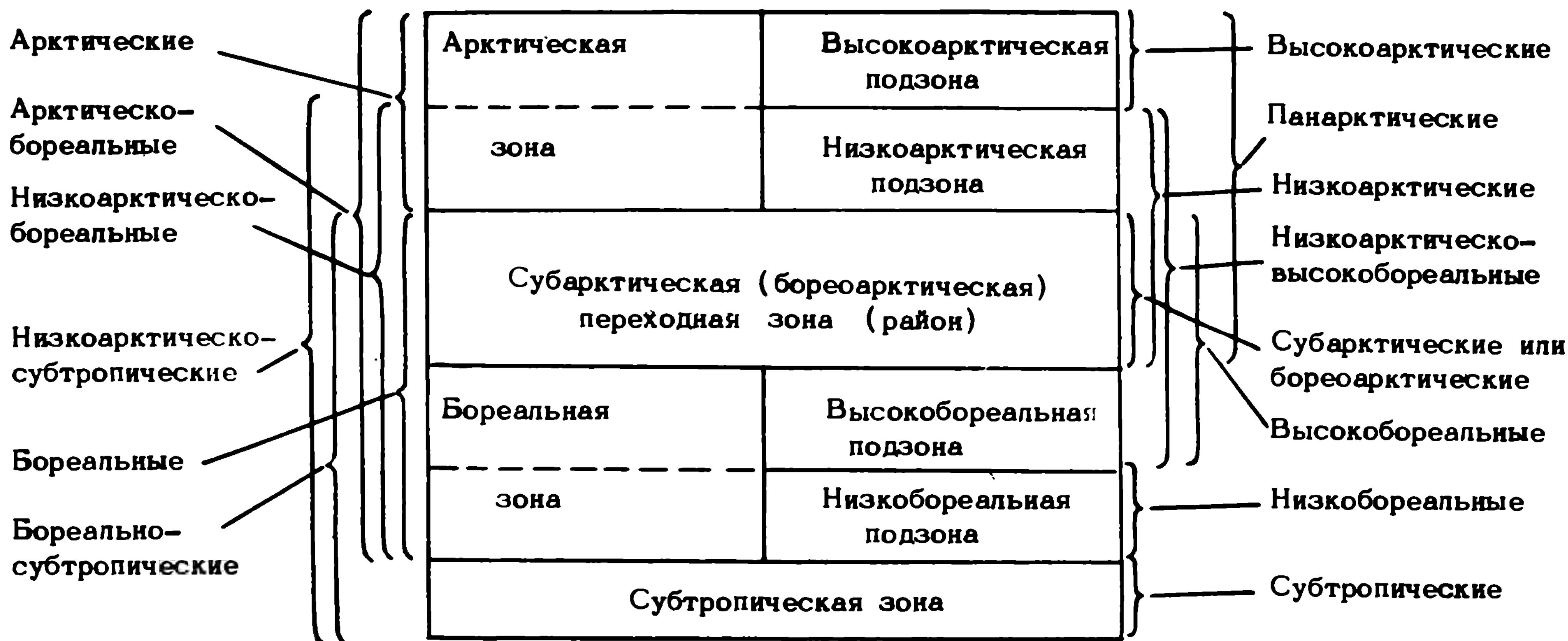


Рис. 37. Принципиальная широтно-зональная схема и система биогеографических характеристик по Н. Гофстену (Hofsten, 1915) с дополнениями по бореальной и субтропической зонам (Семенов, 1986 а).

9. Бореально-арктические тихоокеанско-циркумполярные виды (17).
10. " тихоокеанско-амеразийские виды (3).
11. тихоокеанско-евразийские виды (10).

Бореальные элементы фауны

12. Амфибореальные виды (10).
13. Бореальные амфиатлантические (-евроамериканские) виды (12).
14. Высокобореальные амфиатлантические (-евроамериканские) виды (5).
15. Высокобореальные европейские виды (23).

Бореально-субтропические элементы фауны

16. Амфибореально-субтропические широко распространенные виды (2).
17. Бореально-субтропические амфиатлантические (-евроамериканские) виды (9).

Сопоставление данных о числе видов биогеографических группировок как мшанок, так и моллюсков показывает, что основу их фауны составляют бореально-арктические виды (для Баренцева моря на их долю приходится 62 % моллюсков и 50 % мшанок). Соотношение арктических и бореальных (вместе с бореально-субтропическими) в целом по морю значительно отличается для сравниваемых групп. Для мшанок это соотношение равно примерно 1 : 1, для моллюсков характерно значительное преобладание бореальных форм над арктическими (соответственно 27 и 11 %). Вместе с тем на примере мшанок можно видеть, что соотношение бореальных и арктических элементов сильно отличается в разных районах моря (табл. 22). Из таблицы следует, что в юго-западной части моря (рис. 41) представлено наибольшее количество бореальных форм. В более восточных районах их число сокращается более чем в 2 раза в основном за счет высокобореальных и бореально-субтропических видов. На северо-западе количество тепловодных форм сопоставимо с таковым в юго-восточной части моря, а в остальных районах бореальные виды представлены единично.

В распространении арктических мшанок наблюдается обратная картина (табл. 23): юго-западная часть моря характеризуется наименьшим числом арктических элементов, причем в основном это, как и в других районах моря, циркумполярные виды. Возрастание числа арктических элементов в

Т а б л и ц а 21

Географическое распространение двустворчатых моллюсков Баренцева и Карского морей

Тип ареала	Баренцево море		Карское море		Прочие арктические районы	Зоны Северной Атлантики			Зоны Северной Пасифики		
	число видов	% общего числа видов	число видов	% общего числа видов		субтропическая	низкобореальная	высокобореальная	высокобореальная	низкобореальная	субтропическая
1. Высокоарктический	1*	?	1	2							
2. Арктический	7	10	4	10							
3. Высокобореально-арктический	2	3	2	5				+			
4. Высокобореально-арктический атлантический	10	14	9	22				+			
5. Широкораспространенный бореально-арктический	27	37	21	51							
6. Бореально-арктический атлантический	1	1	2	5	+						
7. Бореально-низкоарктический	3	4	1	2							
8. Бореально-низкоарктический атлантический	2	3									
9. Высокобореальный амфиатлантический	2	3			+						
10. Высокобореальный европейский	1	1									
11. Бореально-амфиатлантический	3	4									
12. Бореальный европейский	3	4									
13. Амфибореально-субтропический	4	5	1**	2		+					
14. Бореально-субтропический амфиатлантический	4	5				+					
15. Бореально-субтропический европейский	4	5									

* Высокоарктический преимущественно азиатский вид Yoldiella persei по материалам съемок 20-х годов был отмечен на севере Баренцева моря у Земли Франца-Иосифа и у Зап. Шпицбергена; в материалах съемок ПИНРО 1968-1971 гг. не встречен.

** Только Modiolus modiolus

Таблица 22

Число бореальных и бореально-субтропических видов мшанок в разных районах Баренцева моря

Район	Амб-СТ	Б-СТ	Б ат	ВБ	АмБ	Всего
Юго-западный	2	6	8	31	8	55
Юго-восточный	-	5	5	8	8	26
Северо-западный	-	5	4	6	4	19
Архипелаг Земли Франца-Иосифа	-	1	1	4	4	10
Северо-восточный	-	1	1	1	1	4
Печорский	-	-	1	1	-	2
Баренцево море в целом	2	6	8	33	8	57

Примечание. АмБ-СТ - амфибореально-субтропические широко распространенные, Б-СТ - бореально-субтропические амфиатлантические, Б ат - бореальные амфиатлантические (=евроамериканские), ВБ - высокобореальные, АмБ - амфибореальные виды.

северных и восточных районах моря происходит отчасти за счет арктических евразийских, но преимущественно амеразийских видов. Сопоставление таблиц 22 и 23 показывает, что наиболее резкая смена бореальных видов арктическими происходит в юго-западной части моря, что подтверждает наличие границы в Баренцевом море между Бореальным и Арктическим регионами (рис. 38).

Среди двустворчатых моллюсков арктических видов в Баренцевом море немного (табл. 21), они широко распространены по всему морю и не встречаются лишь в юго-западной его части. Бореальные и бореально-субтропические виды обитают только в юго-западной части моря, из них лишь два вида - бореальная амфиатлантическая Yoldiella lucida и бореальная европейская Astarte sulcata - проникают довольно далеко на северо-восток моря с ветвями теплого Северо-Атлантического течения (рис. 39). На долю тепловодных видов в Баренцевом море приходится 27%. Арктические и бореально-арктические виды двустворчатых моллюсков в сублиторали и батиали, бореальные и бореально-субтропические - в верхней сублиторали и на литорали. 40% двустворок Баренцева моря встречаются только в Атлантике. Ареалы 37 видов не выходят за пределы высокобореальной атлантической зоны и 17 видов - за пределы низкобореальной атлантической зоны. 14 видов встречаются как в бореальных, так и в субтропических районах. Из них четыре вида распространены и в Атлантическом и Тихом океанах (амфибореально-субтропические виды), четыре - только в Атлантическом океане, по обе его стороны (бореально-субтропические амфиатлантические виды), четыре - только в восточном секторе Атлантики (бореально-субтропические европейские виды). Два вида - Hiatella arctica и Macoma balthica - в Атлантическом океане доходят до субтропической зоны, В Тихом - не выходят за пределы низкобореальной зоны.

В юго-западной части Карского моря все виды двустворчатых моллюсков сублиторально-батиальные, атлантические виды составляют 27 %. Ареалы большинства (26) видов не выходят за пределы высокобореальной, 7 видов - за пределы низкобореальной атлантической зоны.

В литературе высказываются разные мнения о положении границы между Арктической и Бореальной атлантической областями (или подобластями). Одни авторы (Кусакин, 1971; Голиков, 1980) проводят ее по крайнему проникновению бореальных видов на восток, другие (Брязгин, 1973) считают, что границей между биогеографическими областями следует принять линию, окон-

Таблица 23

Число арктических видов мшанок в разных районах Баренцева моря

Район	Арктические виды				Всего
	циркумполярные	евразийские	евроамериканские	амеразийские	
Юго-западный	26	6	5	1	38
Юго-восточный	28	9	4	3	44
Северо-западный	34	18	4	2	58
Архипелаг Земли Франца-Иосифа	30	17	4	4	55
Северо-восточный	24	14	1	3	42
Печорский	2	–	1	1	4
Баренцево море в целом	34	29	6	4	71

туривающую максимальное проникновение арктических видов на запад. Широко используется для определения границ и метод А.А. Шорыгина (1928), который заключается в том, что линия границы проходит через станции, где соотношение бореальных и арктических видов одинаково. Следует иметь в виду, что метод Шорыгина – это метод проведения условной границы в переходной зоне (Семенов, 1988).

Граница в результате применения этого метода при постанционном сравнении видовых списков мшанок по съемке на судах ПИНРО 1968-1970 гг. имеет следующее расположение: на западе проходит по 74°20′ с. ш., далее, отклоняясь на юго-восток, рассекает на две части прибрежье о-ва Медвежий, затем почти перпендикулярно поворачивает на юг и, образуя небольшой изгиб в юго-западном направлении, начинает плавно спускаться на юго-восток к 35° в. д. (рис. 38).

Граница максимального проникновения бореальных форм мшанок на восток проходит в западной части моря несколько севернее 50%-ного соотношения арктических и бореальных видов и захватывает прибрежные воды запада Шпицбергена. В юго-восточной части моря бореальные формы распространяются до пролива Маточкин Шар.

С другой стороны границу распространения арктических видов мшанок на запад в пределах Баренцева моря можно провести только в открытой части моря, поскольку в прибрежье они доходят до Лофотенских островов, сохраняясь во фьордах. По моллюскам подобного исследования, касающегося соотношения биогеографических группировок, в пределах Баренцева моря не проводилось. Однако сходные закономерности в распределении арктических форм отмечались для иглокожих (Шорыгин, 1928) и полихет (Жирков, 1984).

Утверждение о наличии в Баренцевом море границы между бореальным и арктическим бентосом давно уже не вызывает сомнений, но о биогеографическом статусе моря с давних пор существуют некоторые разногласия. Дискуссия по этому вопросу была начата еще в монографии К.М. Дерюгина (1915). Одни авторы относили все Баренцево море к Арктической области, проводя границу между областями по его западным координатам (Sars, 1879), другие считали его западную часть переходной зоной между Арктической и Бореальной атлантической областями (Шидловский, 1901; Hofsten, 1915). И наконец, третьи (к ним принадлежат и почти все современные исследователи) присоединяют юго-западную часть моря к Бореальной атлантической

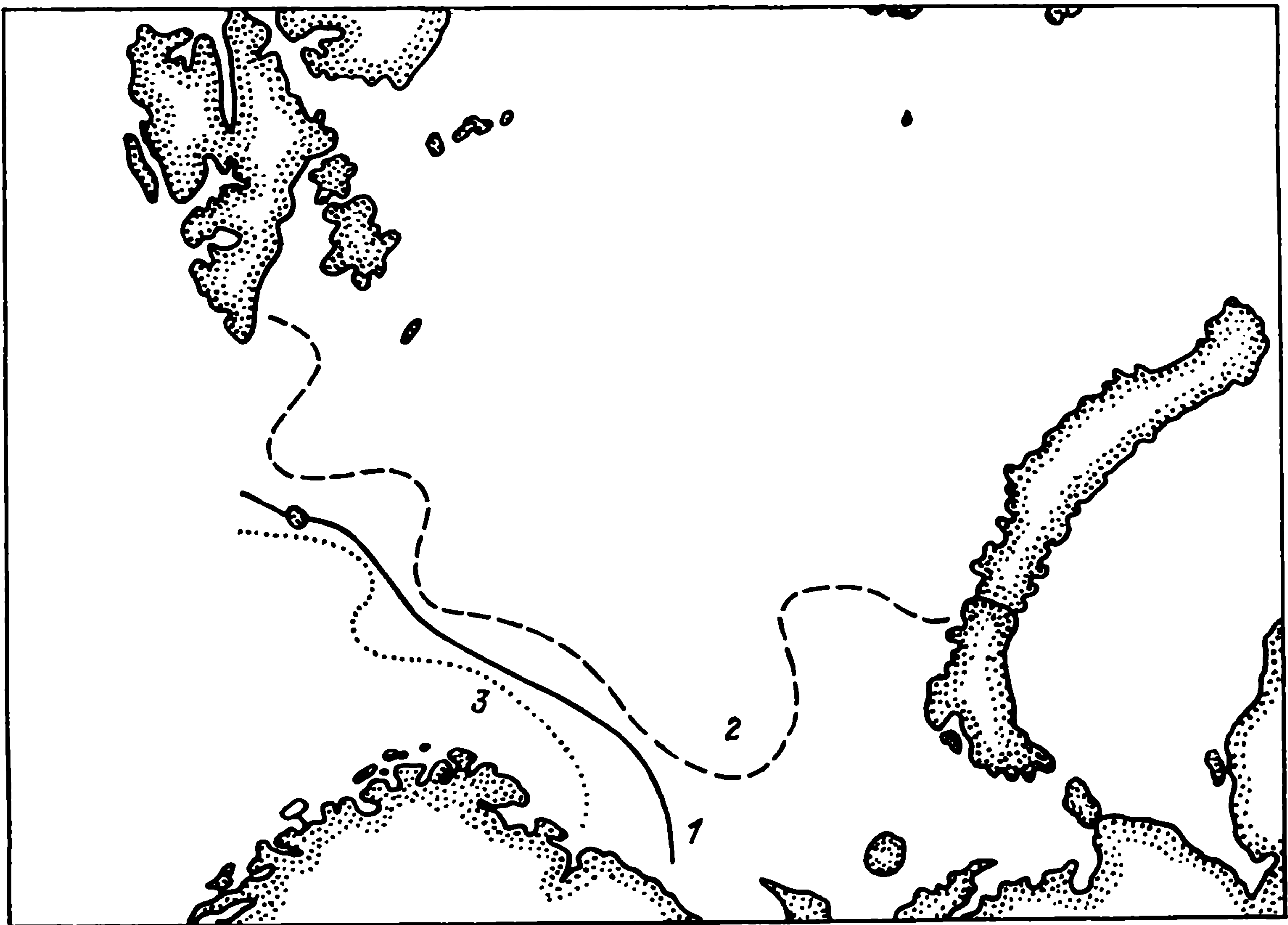


Рис. 38. Условная граница (1) между Арктической и Бореальной атлантической биогеографическими областями, соответствующая 50%-ному соотношению бореальных и арктических видов мшанок. 2 - граница максимального проникновения бореальных видов на восток, 3 - граница максимального проникновения арктических видов мшанок на юго-запад.

области или подобласти (Дерюгин, 1915; Шорыгин, 1928; Гурьянова, 1951; Голиков, 1980, и др.).

Если в начале нашего столетия дискуссия шла о биогеографической принадлежности юго-западной части моря, то в настоящее время существуют разногласия и по поводу биогеографического статуса большей части его акватории. Одни авторы (Цетлин, 1981; Жирков, 1984) считают ее переходной зоной между Бореальной и Арктической областями; другие (Гурьянова, 1951; Филатова, 1957; Антипова, 1978) выделяют этот обширный район в Низкоарктическую подобласть (или подзону). Наиболее дробная схема районирования Баренцева моря составлена по двустворчатым моллюскам (Филатова, 1957). Согласно этой схеме в Баренцевом море выделяются три биогеографические подобласти: „Северо-бореальная" атлантическая, Низкоарктическая [1] и Высокоарктическая. Северо-бореальная атлантическая подобласть включает в себя более тепловодный Норвежско-Мурманский район, менее тепловодный Беломорско-Печорский район и западно-Баренцевоморский, к которому относится открытая западная часть Баренцева моря. С Северо-бореальной (=Высокобореальной) подобластью граничит Низкоарктическая подобласть, которая охватывает большую часть моря, за исключением его крайних северных районов и Печорского желоба на юго-востоке моря. Два эти района отнесены З.А. Филатовой к Высокоарктической подобласти.

Для уточнения биогеографического районирования Баренцева моря (по мшанкам) и сравнения между собой его различных участков нами ограничено несколько

[1] В оригинале „нижнеарктическая".

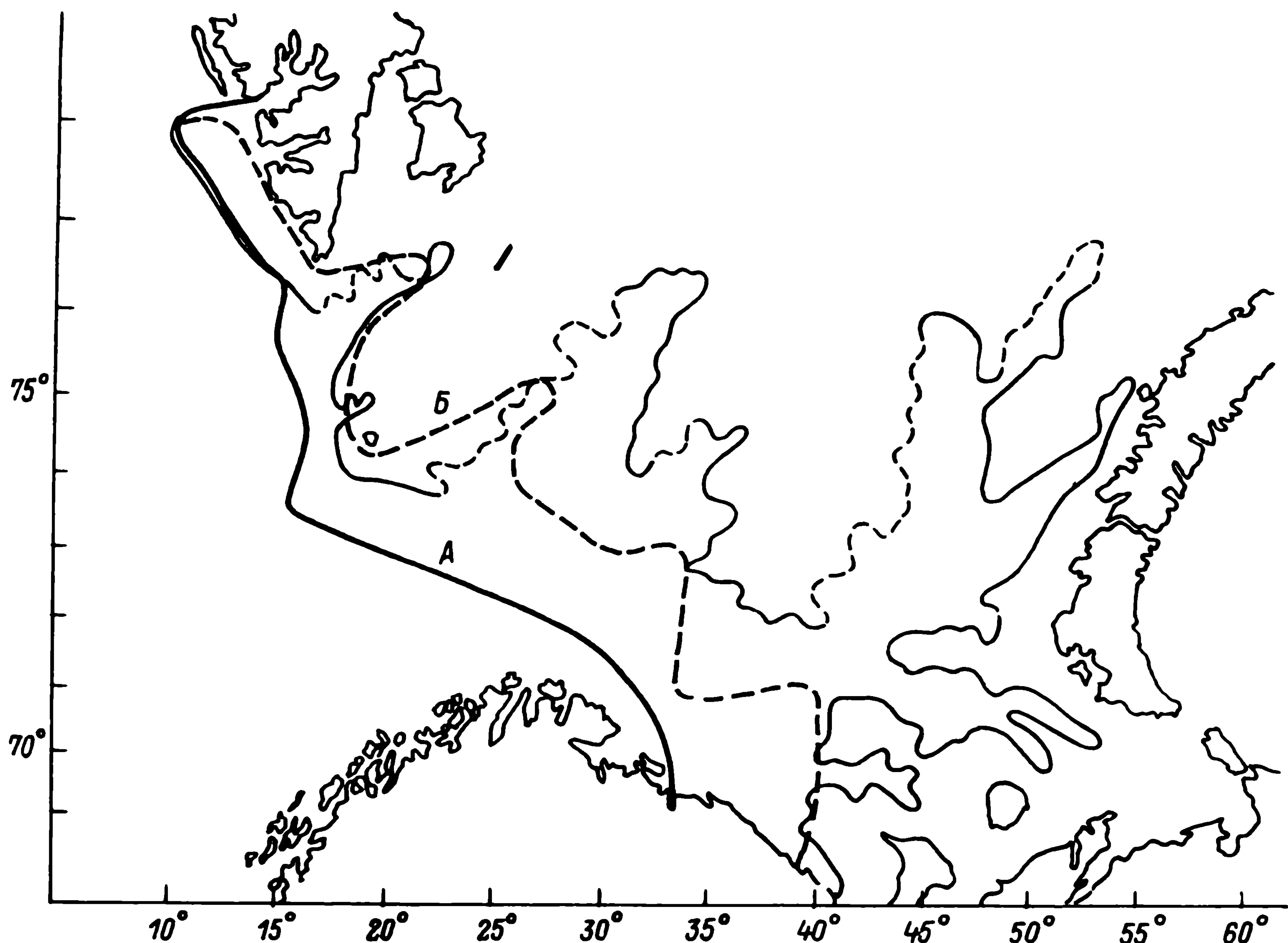


Рис. 39. Граница максимального проникновения арктических видов двустворчатых моллюсков на юго-запад (А) и бореальных на северо-восток (Б) в Баренцевом море в 1968-1970 гг.

Тонкой линией оконтурены зоны проникновения ветвей теплого Североатлантического течения (по: Танцюра, 1959).

естественных выделов, отличающихся как по условиям среды, так и по видовому составу фауны.

1. Юго-западный выдел расположен южнее 74° с. ш., а на востоке его граница проходит по 35° в. д.

2. Северо-западный участок моря, включая западный Шпицберген, охватывает район с южной границей по 74° с. ш. и восточной по 35° в. д.

3. Юго-восточный выдел расположен к востоку от 35° в. д. Его северная граница - на широте пролива Маточкин Шар.

4. Четвертый район - прибрежные воды архипелага Земли Франца-Иосифа.

5. Крайняя юго-восточная часть моря - Печорское море, расположенное восточнее о-ва Колгуева и далее до пролива Югорский Шар.

6. Самая обширная - „северо-восточная" часть моря включает и некоторые центральные районы (Центральную впадину, Центральную возвышенность, Возвышенность Персея).

Результаты сравнения видового состава мшанок каждого из районов по коэффициентам сходства Жаккара (Jaccard, 1911), мере включения меньшей фауны в большую (Simpson, 1949), коэффициенту Сёренсена (Sørensen, 1948) [2] и биогеографическому коэффициенту Экмана (Ekman, 1940) приведены в табл. 24 и 25).

---

[2] Коэффициенты Жаккара и Сёренсена представляют собой эквивалентные меры сходства (Андреев, 1979).

Т а б л и ц а 24

Степень сходства (в %) фауны мшанок различных районов Баренцева моря по Жаккару (1911) и мера включения меньшей фауны в большую по Симпсону (1949)

		Баренцево море						Кар.	Лап.
		ЮЗ	СЗ	ЮВ	СВ	ЗФИ	Печ.		
Норв.	187	79.1	61.5	57.8	44.4	52.7	62.2	46.2	48.9
ЮЗ	54.9	205	77.4	79.4	75.0	94.6	94.6	75.8	76.0
СЗ	42.3	61.6	199	80.4	86.5	84.4	100.0	87.6	90.6
ЮВ	44.1	61.5	64.4	189	78.8	78.9	97.3	83.3	81.2
СВ	18.8	33.8	42.3	38.9	104	84.6	54.8	94.4	63.5
ЗФИ	34.9	54.0	67.0	62.6	44.9	180	97.2	78.4	86.5
Печ.	11.4	14.5	15.6	18.9	16.5	19.9	37	100.0	70.3
Кар.	29.9	56.4	69.6	66.7	48.0	67.7	20.0	186	96.9
Лап.	19.9	32.0	41.8	37.6	43.0	44.2	24.3	49.2	106

П р и м е ч а н и е. Верхняя часть таблицы (справа от главной диагонали) отражает меру включения меньшей фауны в большую; нижняя – степень сходства по Жаккару.

О б о з н а ч е н и я: ЮЗ – юго-западная часть моря; СЗ – северо-западная; ЮВ – юго-восточная; СВ – северо-восточная; ЗФИ – район Земли Франца-Иосифа; Печ. – Печорское море; Норв. – прибрежные воды северной Норвегии; Кар. – Карское море; Лап. – море Лаптевых. Подчеркнутые цифры отражают число видов мшанок в каждом из перечисленных районов.

Т а б л и ц а 25

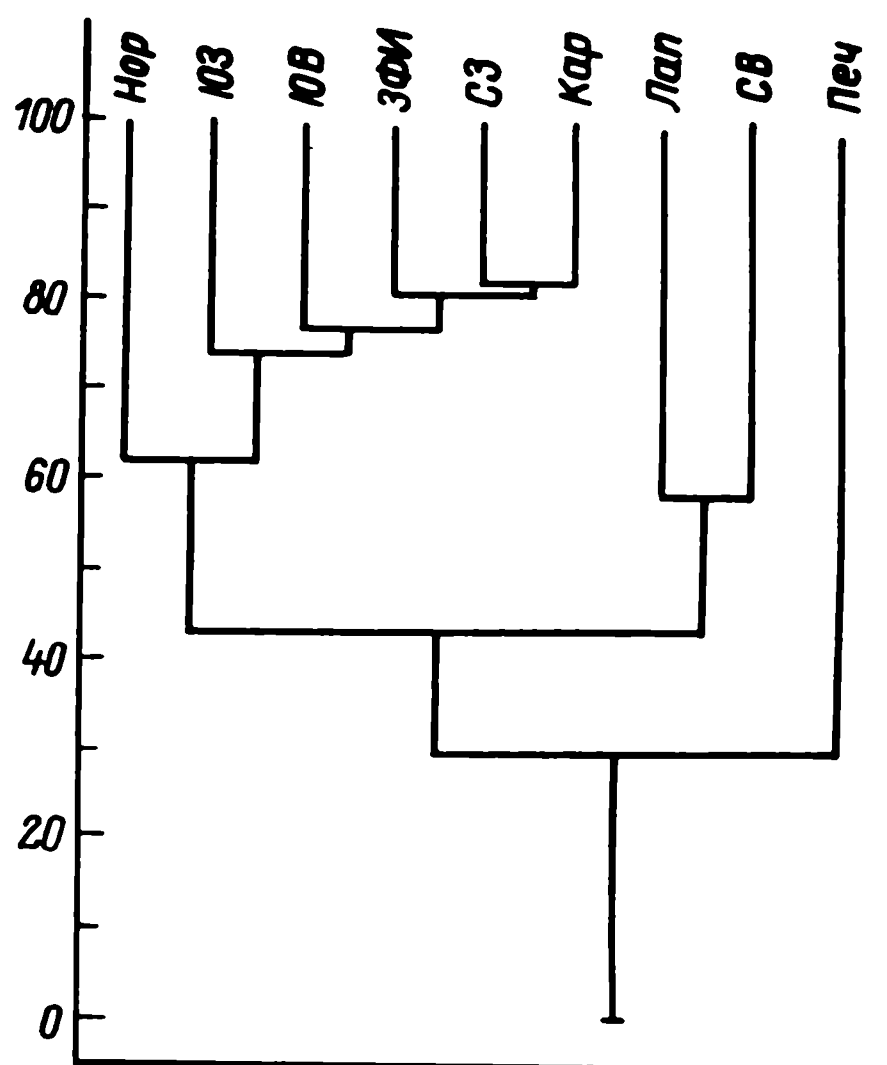
Степень сходства (в%) фауны мшанок различных районов Баренцева моря по Чекановскому-Серенсену (1909) и Экману (Ekman, 1940)

		Баренцево море						Кар.	Лап.
		ЮЗ	СЗ	ЮВ	СВ	ЗФИ	Печ.		
Норв.	187	75.9	135.6	148.1	430.4	189.4	773.9	233.0	406.2
ЮЗ	70.9	205	25.9	62.7	196.2	85.2	491.2	77.2	226.0
СЗ	59.6	76.2	199	55.3	136.7	49.3	437.8	42.4	150.6
ЮВ	57.4	76.1	76.4	189	157.3	59.9	427.8	41.9	178.4
СВ	31.7	50.5	59.4	55.9	104	122.0	505.0	108.5	142.0
ЗФИ	51.7	70.1	80.2	77.0	62.0	180	402.8	45.6	144.6
Печ.	21.9	28.9	31.3	31.9	28.4	33.2	37	402.7	426.9
Кар.	46.1	72.1	82.0	80.0	64.8	80.9	33.2	186	113.2
Лап.	32.7	46.9	57.0	52.9	58.3	58.0	36.0	63.7	106

П р и м е ч а н и е. Нижняя часть таблицы отображает уровень сходства по Чекановскому-Серенсену; верхняя – сходство по Экману каждой пары сравниваемых районов. Обозначения районов как в табл. 24.

Рис. 40. Дендрограмма сходства фауны мшанок евразийских морей Северного Ледовитого океана (по коэффициенту Серенсена).

Обозначения см. табл. 25, 26.



Из таблиц следует, что при продвижении с юго-запада на север, восток и северо-восток происходит заметное обеднение фауны мшанок. Это связано с уменьшением числа, во-первых, бореальных видов, во-вторых – бореально-арктических. С другой стороны, в этих же направлениях начинает возрастать количество арктических элементов фауны.

Сопоставление фауны мшанок северо-западного района с фауной Карского моря выявило наибольшее сходство по коэффициентам Жаккара (69.6%) и Сёренсена (82.0%). Объединить эти два района в один позволяют как высокая мера включения (87.6%), так и коэффициента Экмана, который составляет менее 100%, что свидительствует о большом сходстве фаун (рис. 40). Оба эти района можно было бы объединить с районом Земли Франца-Иосифа, поскольку уровень сходства между ними почти одинаков и немногим меньше, чем между двумя первыми (67.0% и 67.7%). Аналогичные данные получены и при расчетах коэффициента Сёренсена. Уровень сходства северо-запада с прибрежьем Земли Франца-Иосифа и Карским морем составляет соответственно 80.2 и 80.9%. Мера включения фауны мшанок из района Земли Франца-Иосифа в фауну северо-восточного района также высока – 84.4%, а в фауну Карского моря – 78.4%.. Не противоречит указанному объединению и коэффициент Экмана.

С другой стороны, Карское море проявляет высокую степень сходства с фауной мшанок юго-восточной части моря. Столь же высоко сходство юго-восточных районов с северо-восточными и с районом Земли Франца-Иосифа. Мера включения и коэффициент Экмана также не свидетельствуют об обособленности юго-востока моря от всех рассмотренных выше районов.

Печорское море, несмотря на низкие коэффициенты со всеми перечисленными районами, очевидно, входит в состав комплекса, объединяющего Карское море, северо-запад, юго-восток и Землю Франца-Иосифа, поскольку полностью включается в фауны перечисленных районов. Наибольшее сходство этого района с другими можно объяснить следующими причинами:

1. Обеднение фауны мшанок в результате значительного опреснения за счет мощного берегового стока.

2. Сокращение видового разнообразия в арктических мелководных районах в связи с менее благоприятными условиями и молодостью их как центра формирования фауны.

3. Малой пригодностью донных осадков Печорского моря для оседания личинок и развития колоний мшанок.

Северо-восточный район Баренцева моря, судя по коэффициентам сходства Жаккара и Сер'нсена, незначительно связан с уже рассмотренными районами. О его специфичности свидетельствуют высокие значения коэффициента Экмана (превышающие 100 %), а также сравнительно низкая мера включения в фауну юго-западного района Баренцева моря, Норвежского прибрежья и моря Лаптевых. Однако сходства этого района с морем Лаптевых вполне достаточно для объединения этих двух участков в один.

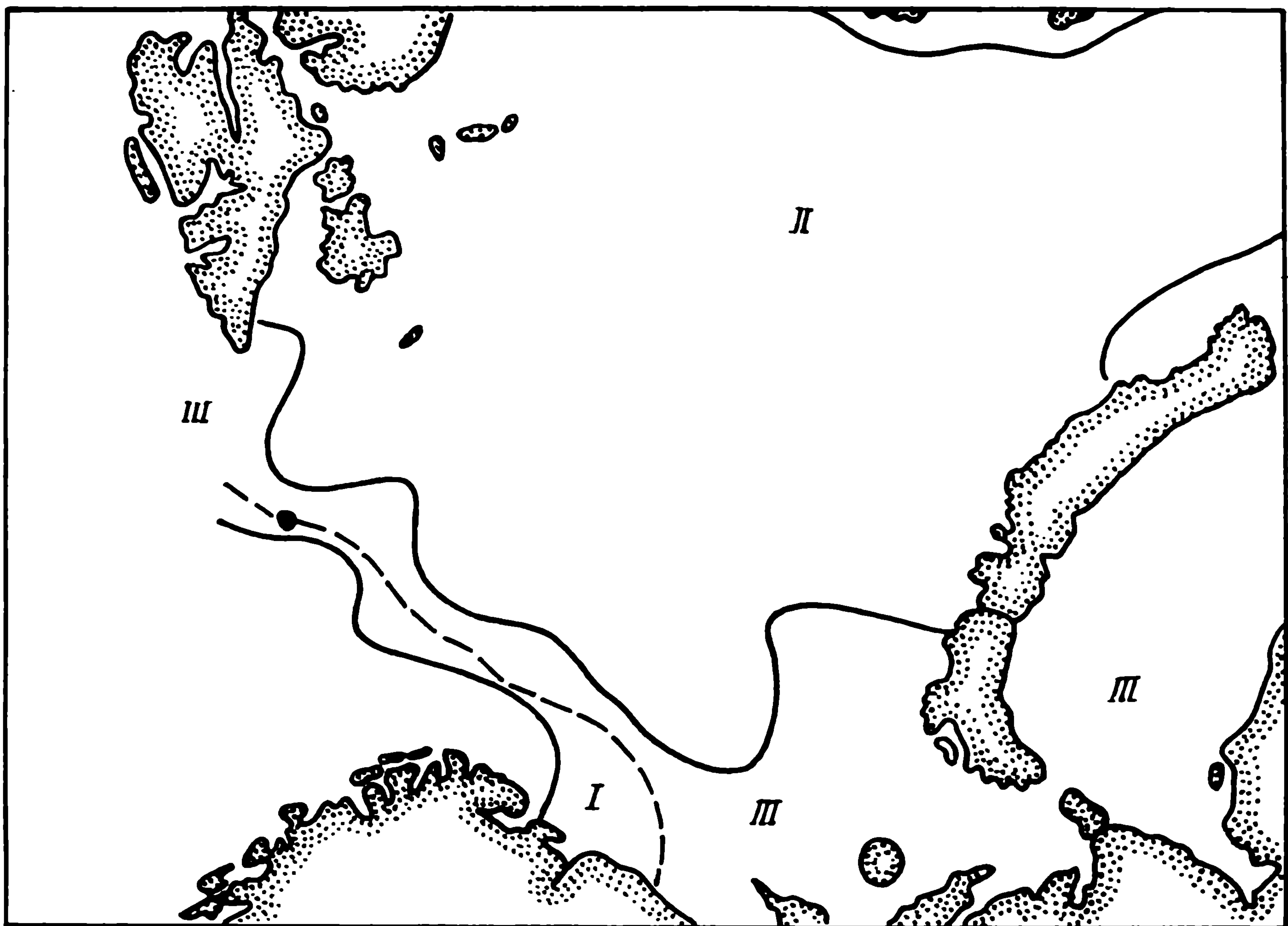


Рис. 41. Биогеографическое районирование Баренцева моря по мшанкам.

I – Южнобаренцевоморский округ Норвежской провинции Бореальной атлантической области; II – Баренцев округ Западно-Сибирской провинции Арктической области; III – Карско-Шпицбергенский округ Арктической области.

Видовой состав мшанок юго-западной части моря почти в равной степени сходен с фауной северо-западного и юго-восточного районов, а также с фауной мшанок прибрежья Норвегии. Тем не менее, как показано выше, эта часть моря более близка к бореальной Атлантической области и ее следует отнести к Норвежской провинции указанной области. В то же время коэффициенты Экмана и мера включения позволяют выделить юго-западную часть моря в Южнобаренцевоморский переходный округ Норвежской провинции. Это разделение оправдывается и наличие здесь условно эндемичных форм, не найденных пока в других районах.

Применение кластерного анализа (Андреев, 1979) (рис. 40) позволяет выявить наличие двух фаунистических комплексов или типов фауны. Территория первого обьединяет северо-восточный район Баренцева моря с морем Лаптевых, второго – все остальные районы Баренцева моря, Карское море и прибрежье Норвегии (рис. 41). Как известно, через район Новосибирских островов, разделяющих Восточно-Сибирское море и море Лаптевых, проходит граница между Восточно-Сибирской и Западно-Сибирской провинциями Арктической области (Гурьянова, 1939, и др.). Следовательно, море Лаптевых относится к Западно-Сибирской провинции, и северо-восточную часть Баренцева моря на основе проведенного анализа сходства фауны мшанок в его различных частях следует отнести к этой же провинции, выделив ее в Баренцев округ.[3] Как и на юго-западе моря, здесь отмечен высокий уровень условно эндемичных форм.

Остальные районы Баренцева моря и Карское море объединяются в один тип фауны, что свидетельствует об обособленности их от Западно-Сибирской провинции

[3] Название этого фаунистического региона, выделяемого в пределах Баренцева моря, предложено В.Н. Семеновым (1986а).

Арктической области. Однако они, как показано выше, мало сходны и с Норвежской провинцией Атлантической бореальной области. Выделение их в самостоятельную провинцию не представляется возможным на существующем материале, поскольку состав ее фауны будет весьма разнороден и с малым количеством эндемичных видов. На основе хорологического анализа общей картины наложения частей ареалов различных элементов фауны и пересечения их границ эти районы моря следует выделить как переходный биогеографический район второго порядка ранга округа или подокруга (Семенов, 1986а) и низкоарктический по схеме широтно-зонального деления (рис. 37). Это положение подтверждается и данными о распределении видов обеих систематических групп, и данными о сходстве фауны мшанок, но низкоарктическая подобласть, в понимании Е.Ф. Гурьяновой (1951) и З.А. Филатовой (1957), по фаунистическому принципу выделена быть не может. Дополнительно по сходству фауны мшанок выделяется переходный Карско-Шпицбергенский биогеографический район (округ), который относится к Западно-Сибирской провинции Арктической области (рис. 41). К нему относится юго-восточная часть Баренцева моря (включая особый район – Печорский), воды, омывающие Землю Франца-Иосифа, и северо-западные районы моря, примыкающие к Шпицбергену. При оценке по мерам сходства такой результат получается, по-видимому, вследствие значительного общего преобладания во всем этом районе бореально-арктических видов. Среди других группировок соотношение видов в Карско-Шпицбергенском районе – в пользу арктических элементов фауны.

Границы биогеографических районов, выделенных по фауне мшанок, согласуются с распределением водных масс. Южнобаренцевоморский округ расположен в зоне влияния североатлантической водной массы и ее прибрежной модификации, имеющих сравнительно высокую температуру. Баренцев округ Западно-Сибирской провинции всецело находится под влиянием арктической и баренцевоморской водных масс, имеющих низкие температуры. Остальные районы расположены в зонах смещения арктической воды или с прибрежными баренцевоморскими водами – на юго-востоке моря, или с промежуточными атлантическими водами – на севере.

7.2. Многолетние изменения донной фауны в переходных биогеографических районах на примере моллюсков Баренцева моря

Баренцево море, входящее в состав Северного Ледовитого океана, представляет собой переходный район между северной полярной и умеренной бореальной зонами. Через него проходит граница между Арктической и Атлантической бореальной биогеографическими областями. В соответствии с переходным положением донная фауна моря состоит из арктических, бореально-арктических, бореальных и субтропическо-бореальных видов, причем первые три группы по своему происхождению подразделяются на атлантические и тихоокеанские формы. Основу бентоса, как по количеству видов, так и по биомассе и продукции составляют бореально-арктические организмы.

Виды различной биогеографической принадлежности и происхождения занимают в Баренцевом море определенные районы. Арктические животные приурочены главным образом к северным и восточным его участкам, бореальные и в особенности субтропическо-бореальные – к наиболее прогреваемой юго-западной части моря, а бореально-арктические формы встречаются во всех районах. Виды атлантического происхождения обитают в первую очередь в западной и центральной частях моря, тогда как тихоокеанского – преимущественно в юго-восточном его участке.

Распространение в Баренцевом море отдельных видов, биоценозов и биогеографических группировок не остается постоянным, изменяясь с течением времени вслед за колебаниями климата и гидрологического режима. Изучение этих много-

летних изменений было начато в 1908 г. К.М. Дерюгиным (1915) и в дальней шем производилось (перечисляя во временно́й последовательности основные раб ты) Н.М. Книповичем, К.М. Дерюгиным и его учениками Е.Ф. Гурьяновой и П.В. Ушаковым, Н.П. Танасийчуком, Л.С. Бергом, В.И. Зацепиным, З.А. Филатоі Л.А. Зенкевичем, К.Н. Несисом, Ю.И. Галкиным, Т.В. Антиповой, В.Ф. Брязгинь а из иностранных ученых – Р.В. Блекером (R.W. Blacker). Эти исследовани позволили отметить ряд изменений в составе и распределении донных организм Баренцева моря, произошедших в 20-60-е годы нашего века.

Исследования донной фауны Баренцева моря производились продолжительно время и выполнялись в довольно значительных объемах. В более или менее сущ ственных размерах сборы бентоса были начаты здесь в 70-е годы прошлого ст летия, а последняя большая съемка, охватившая почти все море, была сделана сотрудниками ПИНРО в 1968-1970 гг. В результате этих работ были накопле большие материалы, представленные коллекциями, а также в виде литературных и архивных данных. Это позволило в последние годы на примере моллюсков, ка одной из ведущих групп бентоса Баренцева моря, более подробно рассмотреть многолетние изменения в существовании донного населения. Для этого было исследовано распределение более 50 видов и подвидов брюхоногих и двустворчаты моллюсков в продолжение 100 лет, с 1870 по 1970 гг. Полученные данные сопоставлялись с колебаниями климата и гидрологического режима, в качестве і казателя которых была взята температура воды в слое 0-200 м на разрезе по Кольскому меридиану. Это дало возможность, во-первых, проследить ход измене в распространении и численности моллюсков, а следовательно, и всей фауны в т чение столетнего отрезка времени и, во-вторых, выявить ряд закономерностей, характерных для этого явления.

На основании просмотренных материалов процесс многолетних изменений фауны моллюсков Баренцева моря в указанные годы можно представить следующ образом.

В 70-90-е годы прошлого столетия температура воды в Баренцевом море была ниже средних многолетних значений. Это наложило свой отпечаток на фауну которая имела относительно холодолюбивый облик. Арктические моллюски Margarites groenlandicus umbilicalis и M. costalis sordidus обитали у Западного Шпицбергена и о-ва Медвежий, в юго-восточной части моря, где M. costalis sordidus проникал на запад до 42° в. д., и у Новой Земли. В центральной части моря они распространялись на юг вплоть до 72-74° с. ш.

Бореально-арктические виды, в том числе не только атлантические Scissurella crispata, Lepeta caeca, Margarites olivaceus olivaceus, Mo elleria costulata, но и тихоокеанские Problacmaea rubella, Solariella obscura obscura, S. varicosa, были обычны или даже многочисленны в южной части моря, включая мурманские прибрежные воды, причем в последнем райо не они поднимались в верхнюю сублитораль, на глубины до 5-10 м.

Бореальные Margarites groenlandicus groenlandicus и M. costalis costalis около о-ва Медвежий обитали в небольших количествах. В центра ной части Баренцева моря эти виды, а также Puncturella noachina и Solariella obscura bella не отмечались севернее 73-74° с. ш. У берегов Мурмана M. groenlandicus groenlandicus и M. costalis costalis поднимали вплоть до литорали. Более теплолюбивые бореальные Iothia fulva и Calliostoma occidentale встречались только в мурманских прибрежных водах, на глубине 10-200 м, не продвигаясь на восток далее 35 и 38° в. д. Еще более ограниченным было распространение субтропическо-бореальных видов, среди которых Gibbula tumida и Tectura virginea были отмечены только на глубине 5-10 и лишь до 32 и 36° в. д. на восток, а самые мелководные Helcion pellucidus и G. cineraris – от литорали до 25-35 м и не далее Вардё (31° в. д.).

В описываемые года по сравнению с последующими периодами колебания температуры воды были сравнительно небольшими. Но и в это время наблюдались от-

дельные похолодания и потепления, причем наиболее теплой была вторая половина 80-х годов. Этим повышением температуры, вероятно, обязаны кратковременные появления теплолюбивых видов, например, бореального Cerastoderma edulo, отмеченного в 1888-1889 гг. в Порт Владимире на Западном Мурмане. В 1899 г. в Баренцевом море началось значительное похолодание, которое длилось, за исключением 1905-1908 гг., по 1918 г. Данных о влиянии этого понижения температуры на фауну не столь много, так как в этот период в открытом море было сделано мало станций. Но его воздействие в достаточной мере подтверждается сборами, сделанными уже в 1921-1925 гг. Пойманные в эти годы животные в подавляющем большинстве были представлены особями, родившимися и существовавшими затем в условиях низких температур, что отразилось на их распространении и численности. Похолодание привело к перемещению арктических и бореально-арктических видов в юго-западном направлении и к выходу их на меньшие глубины, вызвав одновременно с этим сокращение площадей обитания и количества не только бореальных, но и бореально-арктических беспозвоночных. Это подтверждается, в частности, увеличением в юго-западных районах моря численности Lepeta caeca, которая в 1921 г. была встречена на 5 станциях разреза по Кольскому меридиану, тогда как в 1900-1901 гг. - только на 2 станциях. У Margarites costalis costalis в юго-восточной части моря в эти годы уменьшилась минимальная и средняя глубины обитания, которые в 1900-1901 гг. составляли соответственно 33 и 88 м, а в 1924-1927 гг. - 12 и 68 м.

Небольшое потепление, отмечавшееся в 1905-1908 гг., также не прошло бесследно для фауны. Именно оно было, очевидно, причиной появления в Кольском заливе нескольких субтропическо-бореальных видов: моллюска Palliolum tigerinum, морского ежа Echinus esculentus, голотурии Labidoplax buskii и рыбы Chirolophis ascanii, которые были встречены там в 1909 г. К.М. Дерюгиным (1915). Однако эти животные не были, как полагал он тогда, предвестниками потепления наших вод, а являлись, наоборот, свидетельством уже прошедшего повышения температуры. Это же потепление вызвало, по-видимому, и заметное повышение численности популяции Lepeta caeca у северо-западного побережья Новой Земли, обнаруженное сборами 1921 г.

Следующие этапы многолетних изменений донной фауны были связаны с процессом „потепления Арктики", начавшимся в Баренцевом море в 1919 г. В 1919-1922 гг. на разрезе по Кольскому меридиану наблюдались положительные среднегодовые температуры воды, достигнувшие наиболее высокого уровня в 1921 г. И хотя затем вновь наступило похолодание, продолжавшееся до 1929 г., оно было относительно слабым. В результате этих умеренно выраженных колебаний температура водных масс в 20-е годы была близка к среднему многолетнему значению, а суммарная аномалия среднегодовой температуры воды за 1919-1929 гг. составляла всего 0.04 °С.

Фаунистические изменения, происходившие в начале 20-х годов в связи с потеплением, выражались прежде всего в перемещении границ распространения отдельных видов. В этот период южные пределы обитания арктических Margarites groenlandicus umbilicalis и M. costalis sordidus в центральной части моря сместились к северу до 77-78° с.ш. Оба эти моллюска исчезли из района о-ва Медвежий, а у M. costalis sordidus, кроме того, западная граница расселения в юго-восточной части моря отступила восточнее, до 52° в.д.

Бореально-арктические, атлантические Lepeta caeca и Margarites olivaceus olivaceus, ранее заселявшие преимущественно южную часть моря, в связи с повышением температуры стали распространяться в северные районы. Одновременно они сокращались в численности и уходили на бо́льшие глубины в юго-западной части открытого моря и у берегов Мурмана. В эти годы здесь не были встречены M. vahlii, Moelleria costulata и лишь единично отмечались Scissurella crispata. Особенно сильно уменьшилось в мурманских водах количе-

ство тихоокеанских бореально-арктических моллюсков. Частота встречаемости (частное от деления количества проб на число станций, умноженное на 100) в этом районе Solariella obscura obscura и S. varicosa составлявшая в 1884-1901 гг. соответственно 25 и 23%, сократилась к 1925-1928 гг. до 13 и 3%. Но это явление сопровождалось повышением численности видов тихоокеанского происхождения в юго-восточной части моря, где у них, кроме того, увеличились и глубины обитания. Так, частота встречаемости S. obscura obscura с 44% в 1893 г. достигла 62% в 1924-1927 гг., а минимальная глубина ее распространения в эти сроки возросла с 8 до 15 м.

В это же время бореальные Puncturella noachina, Iothia fulva и Calliostoma occidentale появились в районе о-ва Медвежий, причем два последних вида должны были для этого преодолеть расстояние в 300-400 миль, так как ближайший участок их прежнего обитания располагался только у Норвегии. В западной части моря переместились севернее, до 75-77° с.ш., Margarites groenlandicus groenlandicus, M. costalis costalis, P. noachina и произошло значительное увеличение численности Solariella obscura bella, которая достигла в своем распространении 78°30′ с.ш. У берегов Мурмана было отмечено сокращение с 20 до 8% частоты встречаемости M. costalis costalis, который, однако, начал встречаться в прогревшихся заливах Новой Земли. В 1921 г. в Кольском заливе появилась субтропическо-бореальная Gibbula tumida.

Во время похолодания, наблюдавшегося во второй половине 20-х годов, все эти процессы получили обратное направление, что позволило многим видам, в первую очередь бореально-арктическим формам, вновь распространиться в южных районах. Поскольку это произошло в течение сравнительно короткого срока, не превышающего десяти лет и не выходившего, очевидно, в большинстве случаев за пределы продолжительности жизни одного поколения, то бореально-арктические животные получили возможность заселить как северные, так и южные участки, что привело к высокой их общей численности и биомассе. Таким образом, 20-е годы оказались, по всей вероятности, оптимальным периодом для развития этой наиболее массовой группы, создающей основу донного населения Баренцева моря. Но в таком случае следует, по-видимому, признать, что показатели биомассы этого периода, установленные съемкой на „Персее" в 1924-1931 гг. (Броцкая, Зенкевич, 1939) являются высокими, так как отражают благоприятные или даже наиболее благоприятные условия существования донной фауны этого моря.

В 1930-1939 гг. произошло новое, гораздо более сильное потепление, во время которого температуры достигли самых высоких значений, отмечавшихся в процессе „потепления Арктики", а средняя аномалия годовой температуры на разрезе по Кольскому меридиану составила в эти годы 0.47° С против 0.04° в 1919-1929 гг. В соответствии со степенью повышения температуры и продолжительностью ее действия влияние этого потепления на фауну было гораздо большим, чем в 20-е годы. Оно привело не только к перемещению границ распространения донных животных к северу и востоку, но и к значительному уменьшению численности и площадей обитания не только арктических, но и бореально-арктических видов.

В этот период арктические Margarites groenlandicus umbilicalis и M. costalis sordidus отмечались лишь в самой северной части моря, в районе Восточного Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа, а второй из этих моллюсков - и у западного побережья Новой Земли. Значительно сократилось количество бореально-арктических Lepeta caeca и M. olivaceus olivaceus в центральной части моря. Другие представители этой группы, M. vahlii, Moelleria costulata, два вида Ganesa, имеющие небольшую численность и размеры, но ранее встречавшиеся в южной части моря, теперь обнаруживались лишь у Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа. Частота встречаемости тихоокеанской Solariella obscura obscura на Мурмане сократилась с 13 до 7%, а S. varicosa начала

вместе с прибрежной ветвью Новоземельского течения распространяться к северу, двигаясь параллельно побережью Новой Земли, достигнув при этом 74° 30′ с. ш.

Продолжалось распространение на севере бореальных Puncturella noachina, Margarites groenlandicus groenlandicus и M. costalis costalis, которые, обойдя с теплым течением с севера Шпицберген, оказались у о-ва Белый, расположенного между этим архипелагом и Землей Франца-Иосифа. Субтропическо-бореальная Gibbula tumida, продвигаясь вдоль берега Мурмана, достигла 36° 30′ в. д.

В этот же период происходили изменения и в составе и распространении двустворчатых моллюсков, заключавшиеся, в частности, в исчезновении из Кольского залива тихоокеанского бореально-арктического Serripes groenlandicus, обычного в этом районе в первом десятилетии нашего столетия, и появления в Баренцевом море субтропическо-бореальной Acanthocardia echinata, распространявшейся у побережья Мурмана до 36° в. д. (Зацепин, Филатова, 1945).

В 1940-1942 гг. произошло новое похолодание, которое, однако, было относительно несильным. Оно вызвало обратное перемещение фауны в юго-западном направлении и увеличение численности бореально-арктических видов в центральной и южной частях моря. В этих районах значительно возросло количество Lepeta caeca, которая в мурманских водах заселила даже участки, где проходит стержневая полоса Мурманского прибрежного течения, в которых она ранее отсутствовала. В центральной части моря увеличилось количество бореально-арктического Margarites olivaceus olivaceus, а в районе между о-вами Медвежий и Надежда - Solariella obscura obscura и S. varicosa. Северная граница Puncturella noachina в западной части моря отступила южнее, но в юго-западном районе численность этого вида повысилась.

В 1943 г. началось потепление, которое длилось (за исключением холодных 1956, 1958 и 1963 гг.) до 1964 г. В этот период температуры не были такими высокими, как в 30-е годы, но это потепление было вдвое продолжительнее и вследствие этого оказало на фауну гораздо большее воздействие, чем в предыдущем случае.

До 1949 г. прогрев был относительно небольшим, в результате чего средняя температура за весь период 40-х годов оказалась близка к средней многолетней (средняя годовая аномалия температуры на разрезе по Кольскому меридиану в 1940-1949 гг. была равна 0.09 °). В связи с этим в это десятилетие, очевидно, сложилась обстановка, напоминавшая условия 20-х годов, которые были наиболее благоприятными для развития основных, массовых бореально-арктических видов. Это подтверждается данными о наблюдавшейся в этот период величине средней для всего Баренцева моря биомассе, которая была подсчитана главным образом по сборам 40-х годов и оказалась равной биомассе, определенной по материалам 1924-1931 гг. (Зацепин, Риттих, 1968).

В 50-е годы потепление усилилось, и как и в периоды прошлых повышений температуры, арктический Margarites costalis sordidus стал замещаться бореальным M. costalis costalis. В юго-восточной части моря, где оба этих подвида в 20-е годы встречались примерно в равных количествах, число станций, на которых была обнаружена арктическая форма, уменьшилось с 50 до 36%. Произошло резкое сокращение численности бореально-арктической Lepeta caeca в юго-западных районах. Тихоокеанские Solariella obscura obscura, S. obscura intermedia и S. varicosa на Мурмане практически перестали встречаться: две первые - западнее 36° в. д., последняя - западнее 34° 30′ в. д. В юго-восточной части моря минимальные глубины обитания этих трех моллюсков, составлявшие в 20-30-е годы соответственно 11, 20 и 14 м, возросли до 36, 35 и 22 м. Бореальные виды, наоборот, значительно увеличили свою численность в более северных участках, что особенно сильно было выражено в районе о-ва Медвежий. По сравнению с 40-ми годами частота встречаемости M. groenlandicus groenlandicus и M. costalis costalis увеличилась здесь с 18

и 11 до 30%. Но в мурманских водах для M. costalis costalis температуры оказались, очевидно, слишком высокими, так как частота его встречаемости уменьшилась с 14 до 8%, а минимальная глубина обитания возросла с 26 м, отмечавшихся в 30-е годы, до 70 м. Более теплолюбивая Calliostoma occidentale, напротив, получила при этом потеплении возможность распространиться из района Мурмана в открытое море, удалившись в эти годы от берега на расстояние до 100 миль. Субтропическо-бореальная Tectura virginea продвинулась на этом участке на восток почти до 38° в. д.

Эти процессы в 50-е годы были отмечены и у двустворчатых моллюсков. Сопоставление их распределения в южной части моря с расселением в 20-е годы (Месяцев, 1931) показало, что ряд атлантических видов, в том числе арктические Yoldiella intermedia, Arctinula groenlandica, бореально-арктические Y. lenticula, Y. frigida, Dacridium vitreum, Bathyarca pectunculoides, Panomya arctica, Cerastoderma elegantulum и субтропическо-бореальные Y. lucida и Poromya granulata проникли к востоку, тогда как западные границы тихоокеанских бореально-арктических форм Lyonisa arenosa, Pandora glacialis, Serripes groenlandicus, Macoma forelli и Liocyma fluctuosa сместились восточнее, а численность этих моллюсков в юго-восточной части моря уменьшилась.

В начале 60-х годов потепление продолжалось, вызывая дальнейшее перемещение фауны в северном направлении. Однако такое движение имело определенные пределы, так как оно ограничивалось неблагоприятными для донного населения условиями, господствующими в северной части Баренцева моря, о чем свидетельствует низкая биомасса бентоса в этом районе (Броцкая, Зенкевич, 1939). Вследствие этого общая численность многих видов в Баренцевом море начала снижаться. В первую очередь этот процесс коснулся наиболее холодолюбивых форм атлантического происхождения, а также тихоокеанских видов. В этот период в море почти исчезли бореально-арктические Margarites olivaceus olivaceus, Solariella obscura obscura, S. varicosa, ограничившие район своего обитания лишь юго-восточной частью этого бассейна. Только около Шпицбергена были отмечены единичные находки S. obscura bella. Основной район распространения Lepeta caeca в центральной части моря переместился севернее 75° с. ш. Сместились восточнее границы распространения в юго-восточной части моря тихоокеанских бореально-арктических видов: M. gigantea и двустворчатых моллюсков Leionucula tenuis, Nuculana pernula, Yoldia hyperborea, Tridonta borealis, T. montagui. Численность бореального M. costalis costalis стала уменьшаться не только у Мурмана, но и в районе о-ва Медвежий, где частота его встречаемости упала с 30 до 15%. Но ряд других бореальных, в первую очередь атлантических, а также субтропическо-бореальных видов получил при этом потеплении новые возможности для своего расселения. Так, частота встречаемости M. groenlandicus groenlandicus у о-ва Медвежий увеличилась в это время с 30 до 46%.

В 1965 г. потепление сменилось сильным, продолжавшимся до 1969 г. похолоданием, во время которого в 1966 г. температура воды на разрезе по Кольскому меридиану понизилась до минимальных за последние 100 лет величин. Материалов, отражающих это похолодание, сравнительно немного, так как сборы, проведенные во время съемки бентоса в 1968-1970 гг., в большинстве своем представлены животными, родившимися и проведшими бо́льшую часть своей жизни во время потепления. Вследствие этого их распределение характеризует период повышенных температур. Но часть сборов относится к похолоданию и свидетельствует о том, что понижение температуры вызвало появление в юго-восточной части моря арктического Margarites groenlandicus umbilicalis и привело к увеличению численности M. costalis sordidus, частота встречаемости которого в этом районе вновь достигла 50%. Бореально-арктический, преимущественно арктический M. olivaceus olivaceus опять появился западнее о-ва Медвежий

и в юго-восточной части моря. Бореальная Puncturella noachina отступила южнее и западнее в северо-западной и центральной частях моря.

Распределение моллюсков после 1970 г. не рассматривалось. Но поскольку известно, что в 1970-1976 гг. было потепление, в 1977-1982 гг. - сильное похолодание, а в 1983-1984 гг. - вновь потепление, то на основании приведенного выше анализа можно составить представление о том, как должны были изменяться распространение и численность донной фауны в Баренцевом море.

Как уже было сказано выше, изучение материалов, собранных в 1870-1970 гг., позволило установить ряд закономерностей. Прежде всего было отмечено, что состояние фауны в Баренцевом море определяется в первую очередь бореально-арктическими видами. Оказалось, что эти виды, рассматриваемые часто исключительно как эврибионтные и поэтому не принимаемые во внимание при оценке многолетних изменений, на самом деле не только очень четко реагируют на внешние воздействия, но - в силу их массовости - и гораздо полнее отражают происходящие при этом перемены, нежели далеко не столь многочисленные представители других биогеографических групп.

Выяснилось далее, что значительные фаунистические изменения могут протекать в весьма короткие сроки, исчисляемые как немногими десятилетиями, так и несколькими годами. Так, в период потепления, начавшегося в Баренцевом море в 1919 г., бореальная Iothia fulva уже в 1920-1922 гг. появилась у о-ва Медвежий, оказавшись в 300-400 милях севернее от прежних мест своего постоянного обитания у северо-западной Норвегии (Галкин, 1984). Бореально-арктические Margarites olivaceus olivaceus и Solariella obscura в течение 70 лет трижды меняли границы своего распространения и численность, а второй из этих моллюсков - и подвидовой состав в различных районах Баренцева моря (Галкин, 1986а).

Подтвердилось также высказанное впервые еще К.М. Дерюгиным (1924) мнение о цикличности многолетних изменений фауны, вытекающих из периодичности колебаний климата и гидрологического режима, которая выражается в первую очередь в чередовании периодов похолоданий и потеплений.

Было установлено, что наиболее благоприятные условия для существования бореально-арктических видов, составляющих основу фауны Баренцева моря, создаются при температурах, приближающихся к средним многолетним. В этом случае эти виды обладают наиболее широким распространением и значительной численностью и, кроме того, достигают наибольших размеров и максимальной продолжительности жизни, что также свидетельствует об оптимальном режиме их обитания. Такие положительные условия и соответствующее им состояние фауны наблюдались в Баренцевом море в 20-е и 40-е годы. При более или менее значительных уклонениях температуры от средних значений происходит сокращение пополнения популяций новыми особями, вызывающее уменьшение численности, а также перемещение границ ареалов на север и восток при потеплении и в обратном направлении при похолодании. Наиболее сильное развитие этих негативных процессов у бореально-арктических видов отмечается в периоды повышения температуры, и степень их развития тем больше, чем сильнее и продолжительнее потепление.

Для бореальных и субтропическо-бореальных животных, основные районы обитания которых расположены южнее Баренцева моря, в связи с потеплением создаются, наоборот, наиболее благоприятные условия существования. В это время в Баренцево море проникают новые виды, а живущие здесь формы расширяют участки своего обитания, продвигаясь к северу и востоку, и увеличивают свою численность. Что же касается арктических животных, то самые лучшие условия жизни создаются для них во время похолоданий.

Было определено, что изменение границ распространения отдельных видов происходит в первую очередь за счет колебаний их численности. Так, во время повышения температуры сокращается интенсивность размножения бореально-аркти-

ческих видов в юго-западной части моря, что приводит к уменьшению количества особей. Это в свою очередь создает впечатление об их исчезновении и перемещении границы распространения этих моллюсков севернее, хотя на самом деле какое-то количество индивидов на прежнем участке обитания, конечно, остается, так как во время похолодания здесь вновь происходит вспышка численности.

Вторым путем изменения границ распространения является перенос пелагических личинок моллюсков течениями на новые участки, где они в случае наступления благоприятных условий создают постоянные поселения. Этот способ имеет гораздо меньшее значение, так как основная часть донных беспозвоночных Баренцева моря, как это и свойственно фаунам морей Северного Ледовитого океана (Thorson, 1950), имеет прямое, а не пелагическое личиночное развитие. Однако часть видов, причем не только субтропическо-бореальные и бореальные формы, но и такие представители массовых бореально-арктических животных, как двустворчатые моллюски Ciliatocardium ciliatum и Serripes groenlandicus, имеют пелагические личинки и, следовательно, могут проникать с их попомощью в новые места обитания. И наконец, еще меньшее число видов может расселяться за счет дрейфа на плавающих водорослях или других предметах в виде кладок, ползающих личинок или взрослых особей. Вероятно, это свойственно в первую очередь формам, к каким относится, например, Margarites helicinus, постоянно живущим на микрофитах или откладывающим на них половые продукты.

Помимо описанных выше путей, проведенные исследования позволили обнаружить еще один способ изменения границ обитания и численности, не отмеченный ранее в литературе. Некоторые из обитающих в Баренцевом море видов, и в частности Margarites groenlandicus и M. costalis, представлены двумя подвидами: арктическим и бореальным. Характер их гаметогенеза и эмбрионального развития определяется, по-видимому, температурой, вследствие чего при потеплении у этих моллюсков развиваются бореальные подвиды, а при похолодании – арктические. Это также приводит к изменению границ между районами обитания этих подвидовых форм, имеющих противоположную биогеографическую принадлежность. Весьма вероятно, что этим свойством обладают и другие донные беспозвоночные, в числе которых могут быть такие полиморфные, находящиеся в процессе подвидового становления виды, как двустворчатые моллюски Astarte crenata, Tridonta borealis и T. montagui.

И наконец, было установлено, что перемещение в Баренцевом море видов атлантического и тихоокеанского происхождения происходит различным образом, что также не было ранее отмечено. У первых из них, заселяющих преимущественно юго-западную, а также западную и центральную части моря, в периоды потепления происходит продвижение границ расселения вдоль ветвей теплых течений к северу и востоку, а во время похолодания – обратное движение. Вторые, заселяющие в первую очередь юго-восточную часть моря, при похолодании распространяются вдоль южных берегов Баренцева моря на запад, а при потеплении – перемещаются в обратном направлении.

Глава 8

ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА МАССОВЫХ ВИДОВ РЫБ ПОЛЯРНОГО БАССЕЙНА

В настоящее время мировая рыбохозяйственная наука проявляет к проблемам раннего онтогенеза рыб все больший интерес, что вполне оправдано и закономерно, поскольку эмбриональная, личиночная и мальковая стадии имеют определяющее значение в формировании урожайности поколения рыб. Флуктуации численности обусловливаются уровнем смертности именно в раннем онтогенезе. Массовая гибель икры и личинок вызывается абиотическими (колебания температуры, направление и скорость течений, в струях которых осуществляется дрейф икры и личинок, штормовая обстановка) и биотическими (наличие и доступность корма, численность хищников и т. д.) причинами. Изучение раннего онтогенеза, таким образом, создает основу для понимания закономерностей формирования численности стада рыб, основу для ведения действительно рационального рыболовства.

Ихтиопланктонный метод широко применяется в нашей стране и за рубежом в традиционных районах промысла для оценки биомассы нерестового стада и урожайности поколений. Он имеет ряд преимуществ по сравнению с другими методами, используемыми для поиска и оценки нерестовых скоплений рыб, поскольку позволяет проводить рекогносцировку на открытой акватории в течение короткого времени на значительной площади и получать оперативную информацию о видовом составе и величине скоплений. Исключительная значимость и репрезентативность ихтиопланктонных исследований для обнаружения новых районов промысла блестяще подтверждена организацией в последние годы отечественного промысла окуня-клювача в море Ирмингера. Как известно, Международная экспедиция в начале 60-х годов обнаружила в этом регионе большие скопления личинок данного вида. Примечательно, что количество личинок по оценке названной съемки полностью совпало с данными, полученными советскими исследователями в 1982 г.

Нерест большинства видов рыб Баренцева и Норвежского морей происходит на обширной акватории, в основном на мелководных участках шельфа Скандинавии и Кольского полуострова. Ихтиопланктонные исследования в Норвежском море были начаты в конце XIX–начале XX вв. Однако стандартная ежегодная ихтиопланктонная съемка проводилась на Норвежском мелководье от Лофотенских островов на востоке до Свиннё банки на западе Полярным институтом (ПИНРО) с начала 50-х годов. Основными задачами этой съемки были учет численности и выяснение основных закономерностей распределения и дрейфа личинок атлантическо-скандинавской сельди. Результаты этих исследований представлены в работах И.Г. Юданова (1962, 1968), А.С. Селиверстова (1970), А.С. Селиверстова и В.В. Пенина (1974), Е.И. Селиверстовой (1983). Кроме сельди на этой акватории нерестятся и многие другие важные в промысловом отношении виды, такие как треска, пикша, сайда, менек, морская щука, тресочка Эсмарка, морские окуни, но их размножение изучено меньше. Сведения о видовом составе ихтиопланктона этого региона в весенний период приводятся в работах В.К. Алдонова и В.П. Серебрякова (1983). Некоторые данные о распределении икры трески, пикши, сайды, тре-

сочки Эсмарка, менька и личинок морских окуней на Норвежском мелководье в 50-х годах приведены в работах Виборга (Wiborg, 1960a, 1960b), а за период 1969-1976 гг. в работе В.К. Алдонова и В.П. Серебрякова (1983).

Размножение трески и пикши в водах Вест-фьорда и прилегающих к нему регионов было рассмотрено норвежскими исследователями (Ellertsen et al., 1981; Bjorke, Sundby, 1983; Sundby, Solemdal, 1983). Ежегодная ихтиопланктонная съемка здесь проводится регулярно с 1976 г. (Sundby, Solemdal, 1983).

Несколько лучше изучено размножение промысловых рыб в районе, расположенном от Лофотенских островов на западе до Кольского меридиана на востоке и до широты о-ва Медвежий на севере. Икряная съемка (весной) и личиночная (летом) проводятся здесь ежегодно, начиная с 1959 г., на стандартных станциях в стандартное время. Цель этих съемок - наблюдение за многолетними колебаниями интенсивности нереста, уточнение основных закономерностей распределения и дрейфа икры и личинок в зависимости от гидрометеорологической обстановки. Объектом исследований является целый комплекс массовых промысловых рыб, нерестующих на этой акватории, таких как треска, пикша, тресочка Эсмарка, морские окуни, мойва, камбала-ерш. Результаты приведены в работах А.С. Бараненковой (1968, 1974), А.С. Бараненковой Н.С. Хохлиной (1967, 1968), В.К. Алдонова, Е.Д. Двининой (1982), Н.В.Мухиной (1983, 1984).

Размножение рыб в прибрежье Мурмана изучено значительно слабее по сравнению с Норвежским мелководьем и Лофотенским полигоном. В 30-е годы здесь было проведено изучение размножения трески и распределения и дрейфа ее икринок, личинок и мальков (Расс, 1949), в 60-е годы эти работы были проведены повторно (Пономаренко и др., 1970). Сведения о размножении мойвы в прибрежье Мурмана приведены в работах Т.С. Расса (1933) Ю.Ф. Позднякова (1962), А.С. Бараненковой и Н.С. Хохлиной (1970). Видовой состав икринок и личинок, пойманных в этом регионе в 1982-1984 гг., приводится в работе Г.В. Норвилло и С.Г. Антонова (1986), качественный состав ихтиопланктона из юго-восточной части Баренцева моря дан в работах И.И. Казановой (1949) и А.А. Кашкиной (1962).

Однако, несмотря на столь большой объем работ, посвященных размножению и развитию рыб каждого из регионов, остается много не разрешенных вопросов. Так, до сих пор не предпринималось попыток рассмотреть общие закономерности изменения видового состава икринок и личинок при продвижении с запада на восток. Нет сведений о расположении нерестилищ менька и морской щуки. Литературные сведения о размножении путассу в Норвежском море неполны и часто противоречивы.

Ихтиопланктонные исследования, проведенные в 1980-1984 гг. сотрудниками ММБИ и ПИНРО, позволили осветить некоторые из этих вопросов. Кроме того, была предпринята попытка анализа распределения и численности икринок и личинок трески, пикши, тресочки Эсмарка, путассу, менька, морской щуки, камбалы-ерша, малоротой камбалы, мойвы и морских окуней на нерестилищах и путях дрейфа, а также оценки интенсивности питания личинок некоторых из вышеперечисленных видов.

Сборы икры и личинок проводились на трех полигонах: 1) Норвежское мелководье (банки Ланггрунен, Богрунен, Фрейя, Хальтен, Склинна и Трен) (Алдонов, Серебряков, 1983); 2) район, ограниченный на юго-западе Лофотенским архипелагом, на севере - широтой о-ва Медвежий и на востоке Кольским меридианом (Лофотенский полигон) (Бараненкова, 1974); 3) прибрежье Мурмана от Кольского до Святоносского меридиана (Норвилло, Антонов, 1986). На всех станциях кроме ихтиопланктонных сборов проводились гидрологические наблюдения.

На Норвежском мелководье работы проводились в начале июня в 1980 г. и 1983 г. и в третьей декаде июня в 1982 г., на Лофотенском полигоне

работы проводились ежегодно в июне-июле, сборы в прибрежье Мурмана проводились в 1982 г. дважды (в мае и в июле-начале августа), в 1983 г. - в феврале и в 1984 г. - в августе.

Гидрологическая обстановка в годы исследований заключалась в следующем: в 1980 г., и в предыдущие годы, воды Северо-Атлантического течения характеризовались пониженными температурами и соленостью. В конце мая-начале июня температура поверхностных вод в южной части Норвежского течения (на 62° с. ш.) была ниже нормы на 0.5 °С.

В летний период теплосодержание водных масс изменилось. Так, температурные аномалии на 67° 30′ с. ш. изменились в июне на положительные (0.2-0.5 °С). Севернее, на 71°10′ с. ш. величины температуры вод восточной ветви Норвежского течения были близки к среднемноголетним, а на 72°50′ с. ш. отрицательные аномалии уменьшались до 0.25 °С в поверхностном слое. Прогрев вод в Нордкапском течении ощущался только в слое 0-50 м, где величины температуры оказались на 0.4 °С выше нормы. На Кольском меридиане в водах Мурманского течения отмечены отрицательные аномалии (0.4 °С) (Мухин, Двинина, 1983).

Весной 1981 г. на всей обследуемой акватории отмечались отрицательные температурные аномалии, в водах восточной ветви Норвежского течения на уровне холодных, а в Нордкапском течении и в Мурманском на уровне очень холодных лет.

Летом теплосодержание вод Норвежского течения на 67°30 с. ш. в слое 0-50 м было близко к норме вследствие интенсивного прогрева, в глубинных слоях отрицательные аномалии достигали 0.7 °С. Севернее, в восточной ветви Норвежского течения (на 71°10′ и 72°50′ с. ш.) теплосодержание вод было близко к среднемноголетнему уровню, а в слое 200-500 м на 72°50′ с. ш. даже немного превышало таковое.

Отрицательные аномалии вод Нордкапского течения достигали величины 0.3 °С. Воды Мурманского течения оставались очень холодными - значения температуры были на 0.7-0.8 °С ниже нормы.

Соленость на всей обследуемой акватории, а особенно в Нордкапском течении, была на 0.13-0.15 ‰ ниже среднемноголетних значений.

Таким образом, 1981 г. являлся гидрологически очень холодным, как весной, так и летом (Двинина, Мухин, 1984).

В июне 1982 г. величины температуры вод Норвежского течения в юго-восточной части моря были близки к среднемноголетним значениям. Несколько севернее, на 67°30′ с. ш. были отмечены отрицательные аномалии в верхних слоях Норвежского течения (до 0.5 °С), с увеличением глубины они уменьшались. Воды восточной ветви Норвежского течения, за исключением поверхностного слоя, где отмечались небольшие отрицательные аномалии, характеризовались высоким теплосодержанием. Температура вод была близка к среднемноголетней, а в Шпицбергенском течении, в средней его ветви на широте о-ва Медвежий были отмечены положительные аномалии порядка 0.4-0.9 °С, температура воды в восточной ветви Норвежского течения была близка к норме.

Теплосодержание вод Нордкапского и Мурманского течений также было близко к среднемноголетней величине и, таким образом, 1982 г. в основном был по теплосодержанию нормальным.

Соленость вод на обследованной акватории была близка к норме, за исключением поверхностных слоев Мурманского течения, где отмечены отрицательные аномалии порядка 0.2 ‰ (Двинина, Мухин, 1985).

В прибрежье Мурмана в мае отмечено пониженное теплосодержание вод в прибрежной и главной ветвях Мурманского течения (0.1-0.4 °С). В июле северные ветры, господствующие над Баренцевым морем в этот период, привели к понижению поверхностной температуры на большой акватории, отрица-

тельные аномалии составили 0.3-0.5 °С, в то время как температура глубоких слоев оказалась в среднем на 1.0 °С выше среднемноголетних значений (Терещенко, 1985).

В июне 1983 г. температура вод Норвежского течения в юго-восточной части моря была на 0.7-1.8 °С выше нормы. Температура воды на 67°30′с.ш. была близка к среднемноголетней, но при продвижении на север отмечались возрастающие положительные аномалии, которые на 72°50′ с. ш. в слое 0-200 м достигали 0.91 °С. В Шпицбергенском течении на широте о-ва Медвежий температура воды превышала норму на 0.39 °С.

Как и весной в водах Нордкапского и Мурманского течений отмечены положительные аномалии порядка 0.5-0.7 °С.

Соленость вод в восточной ветви Норвежского течения была близка к среднемноголетним значениям, а в Нордкапском и Мурманском течениях отмечено некоторое понижение солености в поверхностном слое (0.14-0.18 ‰).

Таким образом, температурные условия 1983 г. позволяют отнести его для восточной ветви Норвежского течения к теплым, а для Нордкапского и Мурманского течений к очень теплым годам.

В июне-июле 1984 г. температуры вод в Норвежском течении на 67°30′с.ш. были ниже нормы, причем с увеличением глубины отрицательные аномалии увеличивались. В восточной ветви Норвежского течения отмечены уже положительные аномалии порядка 0.5-0.6 °С во всех слоях, как на 71°10′ с.ш., так и на 72°50′ с.ш., в Шпицбергенском течении положительные аномалии оказались еще больше (0.6-0.7 °С). В Нордкапском и Мурманском течениях температура воды превышала среднемноголетний уровень на 0.3-0.5 °С.

Пониженная соленость (отрицательная аномалия 0.11-0.12 ‰) была зарегистрирована только в Мурманском течении.

Теплосодержание водных масс во всех течениях на обследуемой акватории (за исключением Норвежского течения на широте 67°30′ с.ш.) оказалось в 1984 г. выше нормы (Двинина, 1986б).

Видовой состав. В ихтиопланктоне исследуемого региона обнаружены икринки и личинки 72 видов рыб, относящихся к 26 семействам (табл. 26), 51 вид отмечен на Норвежском мелководье, 55 видов в северо-восточной части Норвежского моря и юго-западной части Баренцева, а если учесть сведения, приводимые ранее (Бараненкова, 1974), то данный список расширится до 63 видов, и 27 видов было обнаружено в прибрежье Мурмана. Таким образом, видовой состав во всех трех обследованных регионах оказался разнообразнее, чем об этом можно было судить по имеющейся литературе.

Из обнаруженных 72 видов 40 имеют пелагическую икру, у 27 видов икра донная, морские окуни рода Sebastes выметывают живых личинок, икра циклотоны из сем. Gonostomatidae и светящихся анчоусов сем. Myctophydae неизвестна. Все виды, икра и личинки которых были обнаружены, принадлежат к трем фаунистическим комплексам: бореальному (бореально-эндемичные) - 37 видов, высоко-бореальному (арктическо-бореальные и субарктические) - 19 видов и арктическому (низкоарктические, преимущественно арктические, панарктические и высокоарктические) - 15 видов, и один вид - батипелагический мавролик, характеризуется космополитическим распространением. Наиболее разнообразно представлены бореальные виды, однако их относительная численность за время исследований редко превышала 15%. Исключение составил только аномально теплый 1983 г., когда на Норвежском мелководье численность бореальных видов достигала 52.2 % об общей.

Основную массу ихтиопланктона во всех трех обследованных регионах составляли икринки и личинки промысловых видов рыб, однако между собой районы сильно различались по видовому составу и численности доминирующих видов.

Т а б л и ц а 26

Видовой состав ихтиопланктона исследуемых регионов

№	Вид	ФК	Норвежское мелководье		Лофотенская съемка		Прибрежье Мурмана	
			икра	личинки	икра	личинки	икра	личинки
	Сем. Clupeidae							
1	Clupea harengus harengus L.	Б			-		-	-
	Сем. Osmeridae							
2	Mallotus villosus villosus (Muller)	ВБ	-	-			-	
	Сем. Gonostomstidae							
3	Cyclotone sp.	Б	-	-			-	
4	Maurolicus muelleri (Gmelin)	К	+	-				
	Сем. Argentinidae							
5	Argentina silus (Ascanius)	Б		-		-	-	
6	A. sphyraena (L.)	Б			-	-	-	
	Сем. Myctcphidae							
7	Benthosema glacialis (Reinhardt)	Б	-	-	-		-	-
8	Diogenichthis atlanticus (Gmelin)	Б	-	-	-		-	
9	Myctophum punctatum (Gmelin)	Б	-		-		-	
	Сем. Gadidae							
10	Boreogadus saida (Lep.)	А	-					
11	Brosme brosme (Ascanius)	ВБ	+					-
12	Ciliata mustella (L.)	Б		-				-
13	Gadiculus argenteus thori Schmidt	Б	-	+	-			
14	Gadus morhua morhua L.	ВБ	+					
15	Melanogrammus aeglefinus (L.)	ВБ	+					-
16	Merlangus merlangus merlangus (L.)	Б				-	-	
17	Micromesistius poutassou (Risso)	Б				-	-	-
18	Molva dypterygia (Pennant)	ВБ		-			-	-
19	M. molva (L.)	ВБ				-		-
20	Phycis blennoides (Brunnich)	Б	-		-	-	-	-
21	Pollachius pollachius (L.)	Б	-					-
22	P. virens (L.)	Б						-
23	Rhinonemus cimbrius (L.)	ВБ	-			-		+
24	Trisopterus esmarki (Nilsson)	Б	+			+	-	-
25	T. luscus (L.)	Б				-	-	-
26	T. minutus (L.)	Б				-	-	-
	Сем. Merluccidae							
27	Merluccius merluccius atlanticus Cadcut	Б				-		-
	Сем. Macruridae							
28	Macrurus berglax Lecepede	А	-	-	-		-	-

Таблица 26 (продолжение)

№	Вид	ФК	Норвежское мелководье		Лофотенская съемка		Прибрежье Мурмана	
			икра	личинки	икра	личинки	икра	личинки
	Сем. Carangidae							
29	Trachurus trachurus (L.)	Б	-		-	-	-	
	Сем. Sparidae							
30	Pagellus centrodontus (Delarosh)	Б				-	-	
	Сем. Anarhichadidae							
31	Anarchichas lupus L.	А	-					
32	A. minor Olafsen	А	-	-	-	-		
	Сем. Stichaeidae							
33	Chirolophus ascanii (Walb.)	ВБ	-		-		-	
	Сем. Lumpenidae							
34	Leptoclinus maculatus (Frics)	А	-	-	-		-	
35	Lumpenus fabricii (Cut. et Val.)	А	-	-	-			
36	L. lampretaeformis (Walbaum)	ВБ	-	-	-	-	-	
37	L. medius Reinchardt	А	-	-	-		-	
	Сем. Pholidae							
38	Pholis gunnellus (L.)	Б	-		-		-	
	Сем. Zoarcidae							
39	Lycodes pallidus Collett	А	-		-			
	Сем. Ammodytidae							
40	Ammodytes marinus Raitt	ВБ	-		-		-	
41	A. tobianus Lesauvage	ВБ	-		-			
42	Hyperoplus lanceolatus (Lesauvage)	ВБ	-		-		-	
	Сем. Callionymidae							
43	Callionymus lyra L.	Б					-	
	Сем. Gobiidae							
44	Gobius niger L.	Б	-		-	-		
45	Lebetus scorpioides L.	Б	-		-	-	-	
46	Pomatoschistus minutus (Pallas)	Б	-			-		
	Сем. Scorpaenidae							
47	Sebastes sp.	ВБ	-		-			
	Сем. Triglidae							
48	Eutrigla gurnardus (L.)	Б	-		-	-	-	
	Сем. Cottidae							
49	Gymnacanthus tricuspis (Reinhardt)	А	-		-		-	
50	Icelus bicornis Reinhardt.	ВБ	-	-	-			
51	Myoxocephalus scorpius (L.)	ВБ	-		-		-	
52	Triglops pingelii Reinhardt	А	-					
	Сем. Agonidae							
53	Leptagonus decagonus (Schneider)	А	-	-	-			
	Сем. Cyclopteridae							
54	Cyclopterus lumpus L.	ВБ			-			

Т а б л и ц а 26 (продолжение)

№	Вид	ФК	Норвежское мелководье		Лофотенская съемка		Прибрежье Мурмана	
			икра	личинки	икра	личинки	икра	личинки
	Сем. Liparidae							
55	Careproctus reinchardti Krøer	А	-		-		-	-
56	Liparis koefoedi Parr	А	-				-	+
57	L. liparis L.	ВБ	-		-		-	+
58	L. montague (Donovan)	А	-		-			-
	Сем. Scophthalmidae							
59	Lepidorhombus wiffiagonis (Walbaum)	Б	-					
60	Phrynorhombus norvegicus (Gunt.)	Б				-		
61	Psetta maxima (L.)	Б			-		-	-
62	Scophthalmus rhombus (L.)	Б	-		-	-		-
.63	Zeugopterus punctatus (Bloch)	Б	+	-	-	-	-	-
	Сем. Pleuronectidae							
64	Gliptocephalus cynoglossus (L.)	Б		+		-	-	-
65	Hippoglossoides platessoides limandoides (Bloch)	ВБ		+				
66	Hippoglossus hippoglossus (L.)	ВБ						
67	Limanda limanda (L.)	Б						
68	Microstomus Kitt (Walbaum)	Б						
69	Platichthys flesus (L.)	Б						
70	Pleuronectes platessa L.	Б						
71	Reinhardtius hippoglossoides (Walbaum)	А	-				-	
	Сем. Soleidae							
72	Solea lascaris (Risso)			-	-	-		-

П р и м е ч а н и е. Фаунистические комплексы: Б – бореальный; ВБ – высокобореальный; А – арктический; К – космополит.

На Норвежском мелководье всегда преобладали икринки, их суммарная численность составляла 81.4–95.7%. Наиболее многочисленны в 1980 и 1982 гг. были икринки морской щуки и менька, в 1983 г. численность этих видов на Норвежском мелководье заметно снизилась, а на Лофотенском возросла, преобладали на Норвежском мелководье в 1983 г. икринки путассу (рис. 42, А).

В ихтиопланктоне Лофотенского полигона численность личинок по сравнению с икринками всегда была выше (71.9–98.4%), причем наибольший процент личинок отмечен в среднем по теплосодержанию 1982 г., а меньший в 1980 и 1981 гг., которые характеризовались отрицательными температурными аномалиями. Такие колебания происходят главным образом за счет изменения абсолютной численности икринок (от 169 до 4904 экземпляров), в то время как численность личинок изменялась относительно мало (от 10529 до 12553 экземпляров). Объясняется это тем, что в холодные годы нерест рыб, отметывающих пелагическую икру, сдвигается на более поздние сроки. Наибольшей численности в этом регионе достигали личинки морских окуней и мойвы (рис. 42, Б).

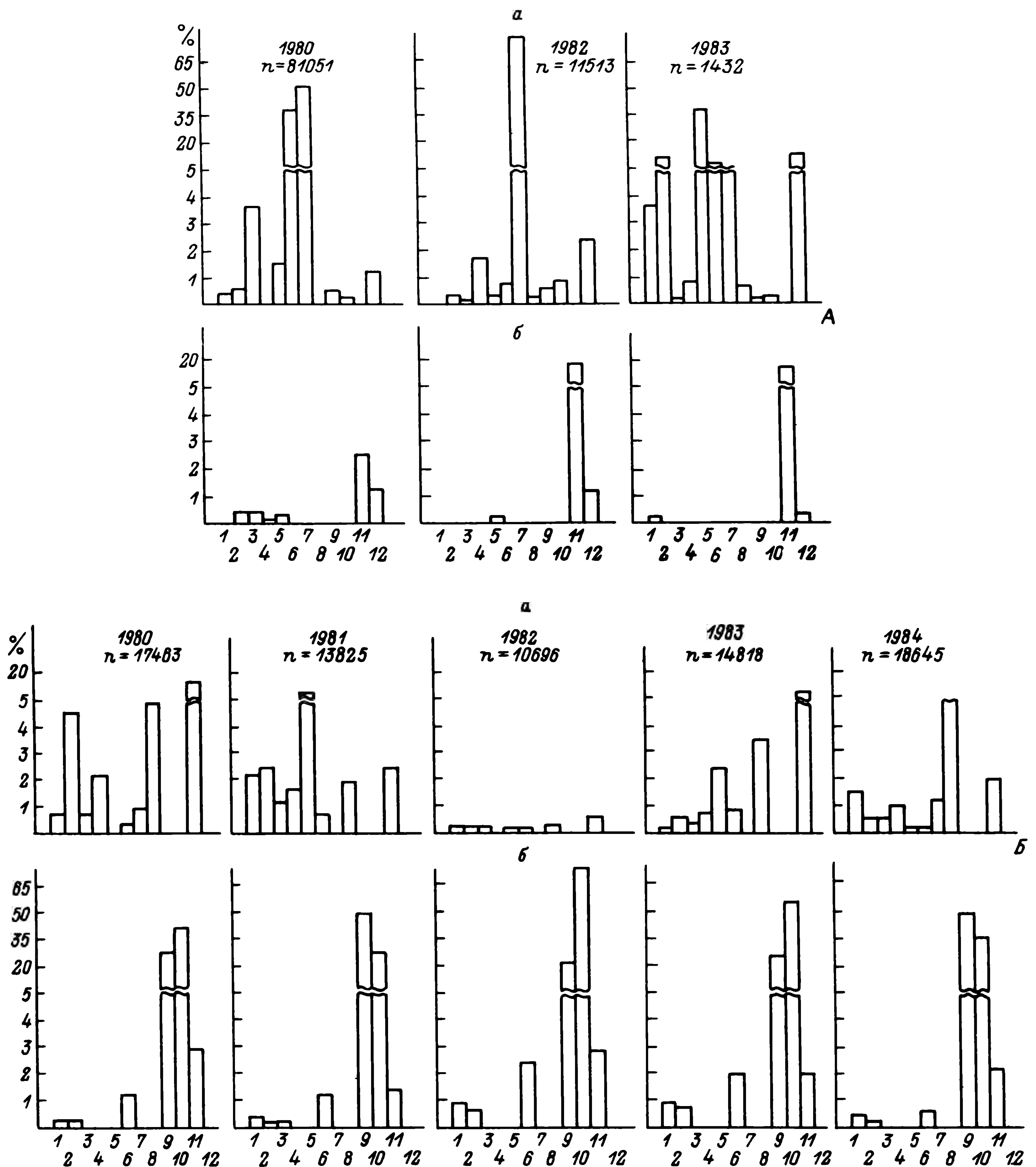


Рис. 42. Соотношение численности икры (а) и личинок (б) различных видов на Норвежском мелководье (А), Лофотенском полигоне (Б) и прибрежье Мурмана (В).

А: 1 – треска; 2 – пикша; 3 – тресочка Эсмарка; 4 – сайда; 5 – путассу; 6 – менек; 7 – мор. камбала; 8 – камбала-ерш; 9 – ершоватка; 10 – малоротая камбала; 11 мор. окуни; 12 – прочие.
Б: 1 – треска; 2 – пикша; 3 – тресочка Эсмарка; 4 – менек; 5 – мор. щука: 6 – камбала-ерш; 7 – ершоватка; 8 – малоротая камбала; 9 – мойва; 10 – мор. окуни; 11 – прочие.
В: 1 – треска; 2 – пикша; 3 – менек; 4 – мор. щука; 5 – сайка; 6 – камбала-ерш; 7 – мор. камбала; 8 – ершоватка; 9 – малоротая камбала; 10 – мойва; 11 – большая песчанка; 12 – прочие.

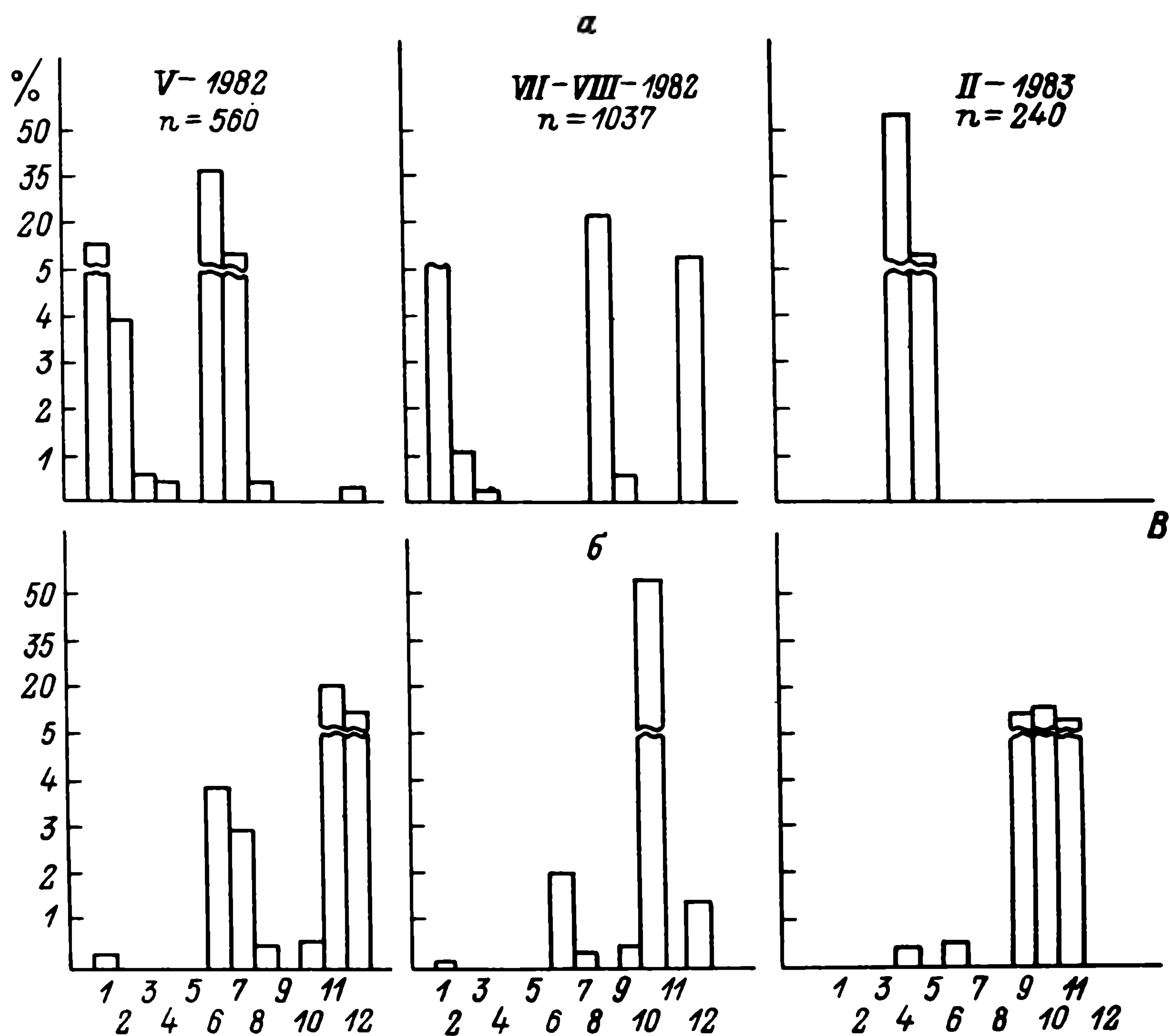


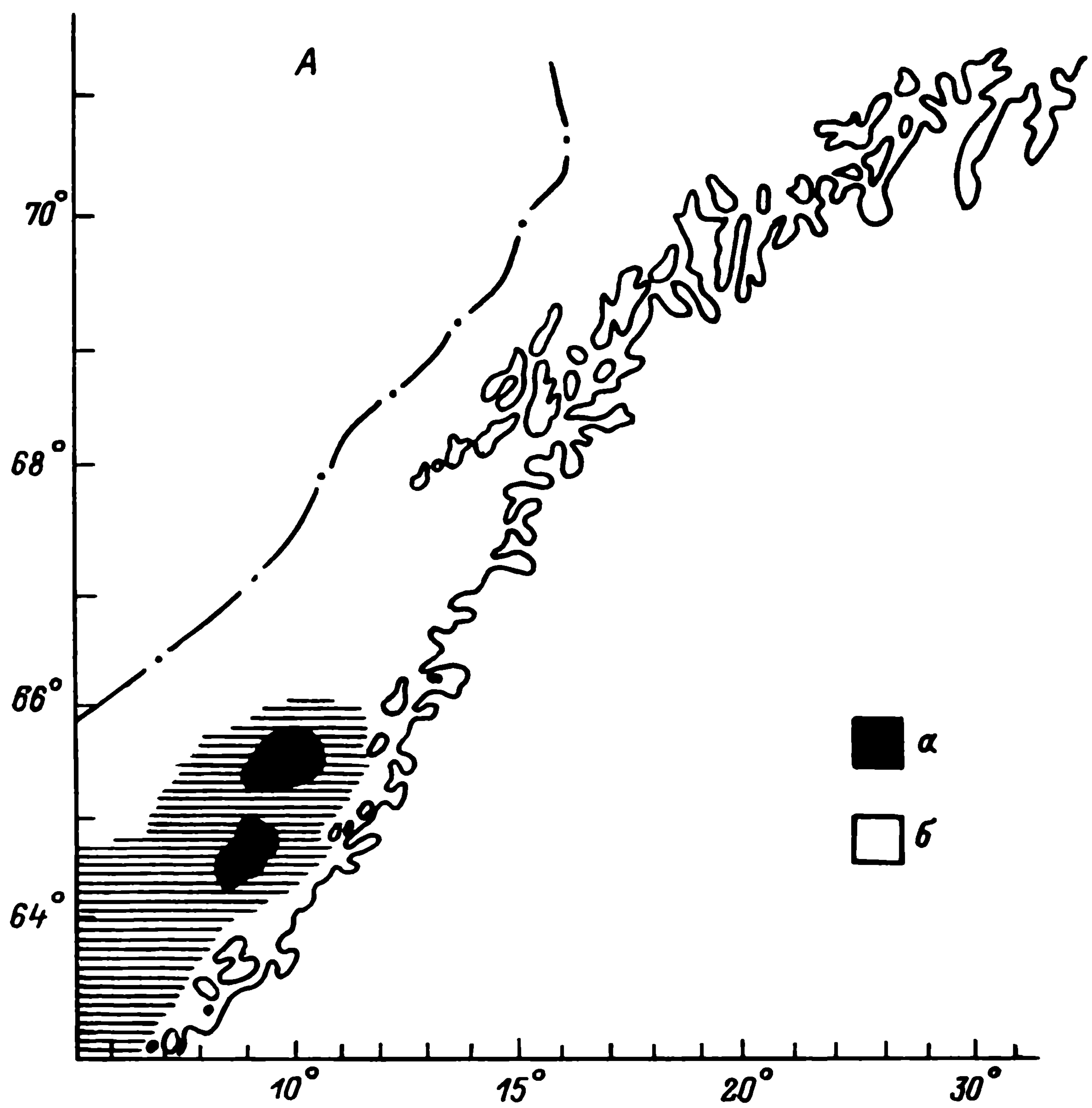
Рис. 42 (продолжение).

В прибрежье Мурмана в мае 1982 г. наибольшей численности достигали икринки камбалы-ерша и личинки большой песчанки; в июле-августе того же года преобладали икринки ершоватки и личинки мойвы. В феврале 1983 г. доминировали икринки сайки и личинки большой песчанки (рис. 42, В), в августе 1984 г. встречались только личинки и мальки мойвы. Общие уловы были в десятки раз меньше по сравнению с Лофотенским и Норвежским мелководьями.

Границы нерестилищ были определены по местам наибольших концентраций недавно выметанных икринок для рыб с пелагической икрой или по скоплениям мелких личинок для живородящих или откладывающих донную икру.

Нерестилища путассу обнаружены на Хальтен- и Склинна-банках Норвежского мелководья (рис. 43, А). Наиболее интенсивно нерест проходил в 1980 и 1983 гг., причем в теплом 1983 г. численность икринок путассу дала 40.5% численности ихтиопланктона этого района. Максимальные концентрации недавно выметанных икринок достигали 100–150 шт. под 1 м^2. Необходимо отметить, что в 1983 г. нерест путассу начался на 7–10 дней раньше, о чем можно судить по соотношению численности икринок на разных стадиях развития. Севернее Склинна-банки недавно выметанные икринки путассу не обнаружены. Таким образом, именно Склинна-банку, а не лежащую севернее банку Трена, как считал В.К. Зиланов (1968), следует считать северо-восточной границей нерестового ареала путассу в Норвежском море. Правда, свое заключение Зиланов сделал на основании нахождения личинок путассу длиной 5.6–20 мм в районе Лофотен.

Нерест менька и морской щуки происходил на Норвежском мелководье и у северо-западного побережья Норвегии. Восточная граница нерестового ареала менька проходит в районе п-ва Рыбачий (рис. 43, Б), нерест морской щуки севернее Маланг-банки не зарегистрирован (рис. 43, В).



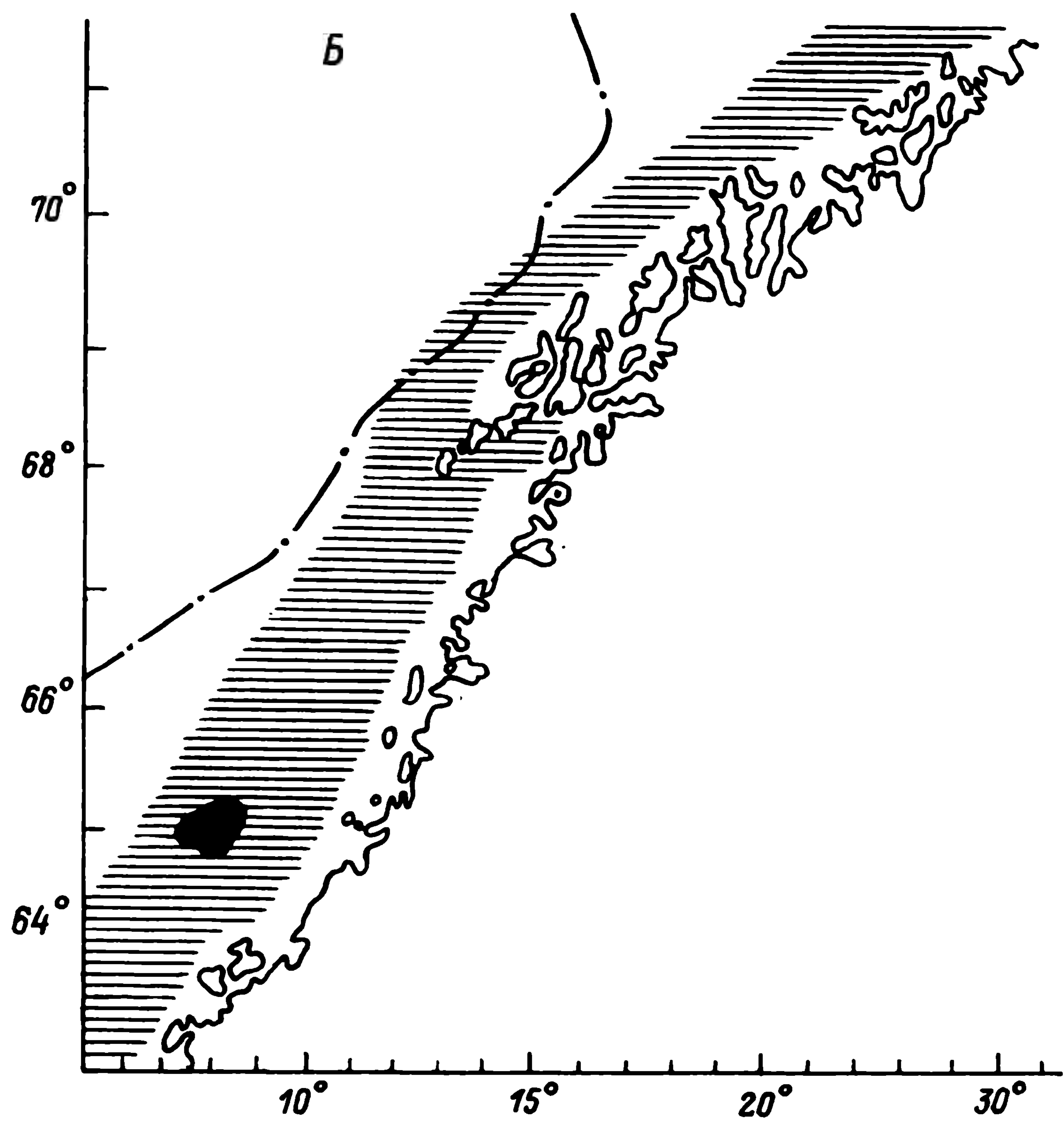


Рис. 43. Нерестилища (а) и районы встречаемости икры (б). А – путассу; Б – менька; В – морской щуки.

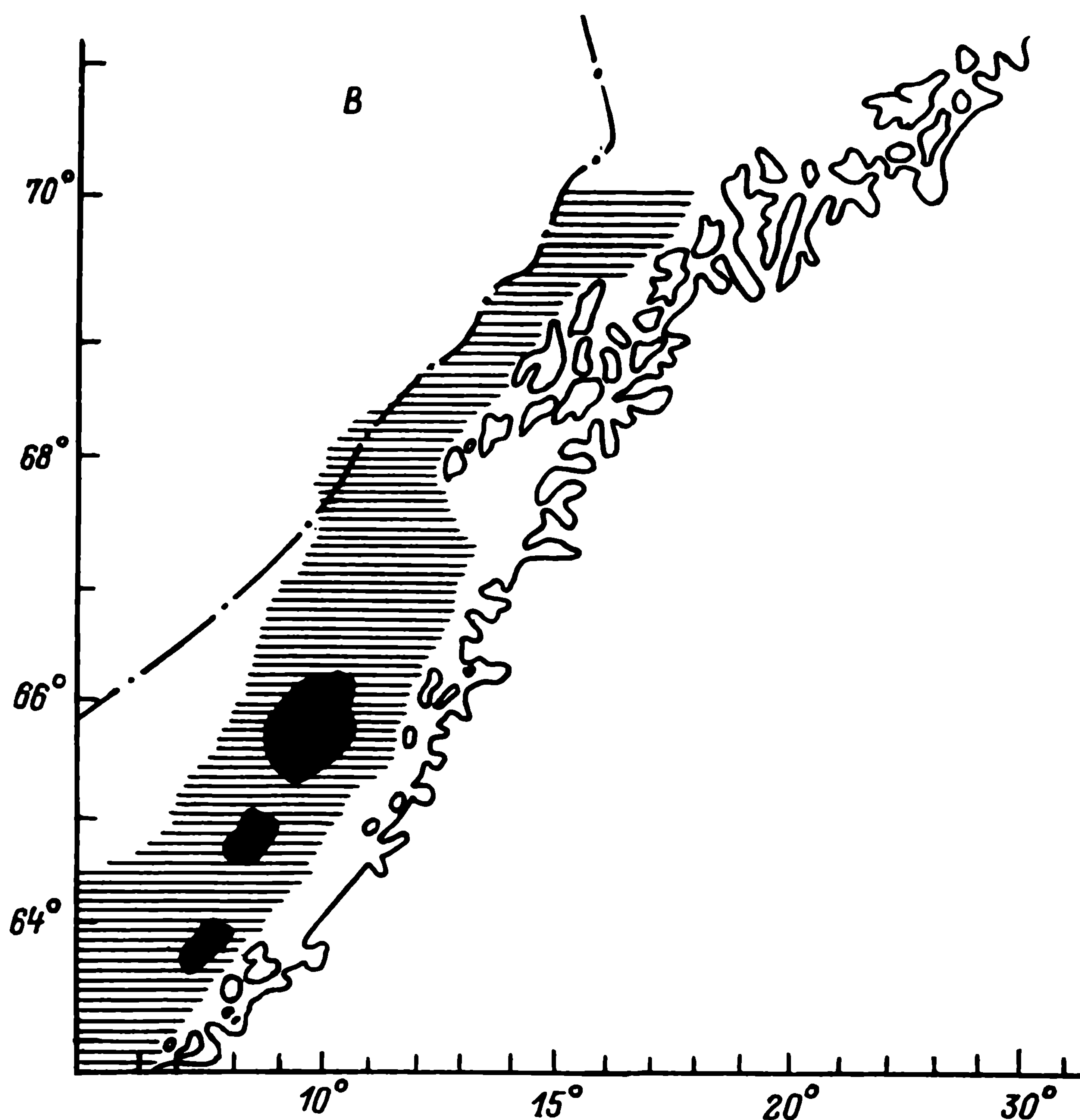


Рис. 43 (продолжение).

Наиболее интенсивно нерест морской щуки происходил на банке Хальтен в 1982 г. и особенно на Склинна-банке в 1980 г. В 1980 г. на той же банке обнаружены большие скопления икринок менька. Максимальные уловы показывали концентрации недавно выметанных икринок порядка 3000 экз/м^2 морской щуки и 2500 экз/м^2 менька. Для иллюстрации этих цифр можно сказать, что таких плотностей тресковых икринок в 80-е годы не найдено нигде, кроме основных нерестилищ в пределах Вест-фьорда в разгар нереста (Sundby, Solemdal, 1983). Предыдущие исследования отмечали нерест этих видов на Норвежском мелководье, но интенсивность его была в сотни раз меньше по сравнению с нашими данными (Wiborg, 1960б; Алдонов, Серебряков, 1983). Правда, эти работы проводились в более ранние сроки (март-апрель), когда нерест, видимо, только начинался, а пик его интенсивности приходится на конец мая-начало июня в холодные годы и, вероятно, на середину или начало мая в теплые, так как в 1983 г. уловы недавно выметанных икринок этих видов были невелики. Поколения менька и морской щуки, оцененные по икре, можно отнести к богатым. К сожалению, учет молоди этих двух видов не производится.

Т р е с о ч к а Э с м а р к а приступает к нересту в конце марта (Бараненкова, Хохлина, 1968; Алдонов, Серебряков, 1983) и к концу июня он завершается. Это подтверждено и нашими данными. Небольшие количества недавно выметанных икринок этого вида отмечены в 1980-1981 гг., такое запаздывание нереста вызвано понижением температуры в те годы. Нерест проходил вблизи берегов на мелководных банках Норвежского мелководья и шельфе Лофотен. По мере удаления от берегов численность икринок быстро уменьшалась. Восточнее о-ва Сёре нерест тресочки Эсмарка не отмечен.

В узкой прибрежной зоне, практически на всей обследуемой акватории происходил нерест м а л о р о т о й к а м б а л ы. Большинство обнаруженных икринок (67-79% в разные годы) находилось на ранних стадиях развития, что говорит о недавнем начале нереста. Наиболее интенсивно нерест шел в 1980 и 1984 гг., минимальные количества икры отмечены в 1982 г. Икрометание малоротой камбалы происходит в непосредственной близи от берегов, где господствуют распресненные и холодные прибрежные воды и поэтому температурные колебания вод Норвежского и Нордкапского течений имеют для этого вида небольшое значение.

Нерестовый период к а м б а л ы-е р ш а растянут с марта по июль (Алдонов, Двинина, 1982; Мухина, 1983). В наших сборах наряду с недавно отметанными икринками были весьма многочисленны и личинки размером 6-15 мм. Судя по их распределению, нерест проходил на некотором удалении от берегов над Копытовской, Финмаркенской, Рыбачьей и Кильдинской банками, а также над юго-западным и юго-восточным склонами Медвежинской банки. Такое расположение нерестилищ обеспечивает вынос икры и личинок в восточном и северо-восточном направлениях с Мурманским течением и с северной ветвью Нордкапского течения, а также в северном направлении со Шпицбергенским течением, что обеспечивает широкое расселение данного вида в раннем онтогенезе. Наибольшие уловы личинок отмечены в 1982 и 1983 гг.

Нерестилища м о р с к и х о к у н е й, определенные по скоплениям мелких личинок свыше 50 экз/м^2, расположены как на банках Норвежского мелководья и Лофотен (золотистый окунь), так и за пределами континентального шельфа над глубинами свыше 1000 м (окунь-клювач), у северо-западного побережья Норвегии к юго-западу от Копытовской банки. Нерест окуней происходит в струях восточной ветви Норвежского течения, в связи с чем основное направление дрейфа - северное. На восток выносится незначительная часть личинок. Численность личинок окуней за годы исследований колебалась незначительно, можно отметить некоторое уменьшение уловов в 1982 г.

Нерест т р е с к и и п и к ш и к моменту проведения исследований в основном заканчивался. Некоторая задержка нереста в холодных 1980-1981 гг. позволила охарактеризовать распределение икринок обоих видов: пикша нерестует мористее трески, которая предпочитает смешанные воды. Личинки распределялись по широкой акватории и скоплений не образовывали. Основные направления дрейфа - северное и восточное. Судя по численности икринок и личинок весной 1980-1981 гг. (Мухина, 1983, 1984), поколения трески и пикши этих лет будут бедными, в 1982 и 1983 гг. общие уловы личинок обоих видов возросли в несколько раз по сравнению с 1980 и 1981 гг. (95 и 128 против 10 и 36 соответственно - треска, 63 и 98 против 11 и 19 соответственно - пикша). Нерест трески в прибрежье Мурмана в 80-е годы сильно сократился по сравнению не только с 30-ми (Расс, 1949), но и с концом 60-х (Пономаренко и др., 1970). Севернее и восточнее Кильдино-Териберского района нами не обнаружены тресковые икринки, восточная граница встречаемости икринок пикши проходила у м. Нордкин.

Нерест м о й в ы происходил у берегов Норвегии и Кольского п-ва на глубинах 10-270 м, т. е. в зоне действия прибрежных холодных и распресненных вод. Места ежегодного и наиболее интенсивного нереста мойвы лежат в районе Восточного Финмаркена и западного побережья Норвегии. Максимальные концентрации личинок мойвы были обнаружены в 1981 г., такие же результаты были получены и норвежскими исследователями (Alvheim, 1984). В 1984 г. личинки мойвы занимали такую же широкую площадь, как и в 1981 г., численность их была немного ниже. Норвежские исследования, которые проводились по другой сетке станций и в пределах 12-мильной зоны,

Таблица 27

Индексы численности (числитель) и характеристика поколений (знаменатель) промысловых рыб, определенные по численности сеголеток

	1980 г.	1981 г.	1982 г.	1983 г.	1984 г.
Треска	49 / -	65 / -	114 / +	386 / ++	486 / ++
Пикша	54 / -	30 / -	90 / +	184 / ++	255 / ++
Камбала-ерш	108 / +	95 / +	150 / ++	80 / +	70 / +
Морской окунь	651 / +	861 / +	694 / +	851 / ++	732 / ++

Примечание. Минус (-) - поколение бедное; плюс (+) - поколение среднее; (++) - поколение богатое. По данным: Report of the Inernational 0-Group Survey (Ann. biol..., 1983, 1984, 1986).

отметили тенденцию снижения уловов личинок в 1982, 1984 и особенно в 1983 гг. в западной части региона и в пределах Варангер-фьорда (Alvheim, 1984).

Международная съемка по учету численности молоди промысловых рыб проводится в Баренцевом и Норвежском морях ежегодно с 1965 г. по настоящее время. Данные, приводимые рабочей группой (табл. 27), хорошо сопоставимы с нашими данными.

Для трески и мойвы В.П. Серебряковым с соавторами (1983, 1984) подсчитана популяционная плодовитость (ПП, $\times 10^{12}$):

	1980 г.	1981 г.	1982 г.	1983 г.	1984 г.
Треска	31.5	32.0	83.2	-	-
Мойва	1304.2	1686.0	601.9	724.9	453.1

Определены также критические уровни ПП (КриПП), при достижении которых нельзя ожидать появления богатого поколения даже при самых благоприятных условиях выживания в раннем онтогенезе. Для трески КриПП равен 42.6×10^{12} икринок, а для мойвы 1219.5×10^{12} икринок. Треска достигла уровня ниже КриПП в 1980 и 1981 гг., и поколения этих лет оказались бедными, но вступление в нерестовую популяцию мощного поколения 1975 г. подняло в 1982 г. уровень ПП почти в 2 раза выше КриПП, что дало возможность появления богатых поколений в 1983 и 1984 гг. (табл. 27).

Уровень ПП мойвы выше критического отмечен за время исследований дважды - в 1980 и 1981 гг., однако среднее по численности поколение появилось только один раз - в 1980 г. Несмотря на то, что уровень ПП в 1981 г. был выше, неблагоприятные условия выживания в раннем онтогенезе привели к появлению бедного поколения. Вступление в нерестовое стадо поколения 1980 г. в 1983 г. не привело к увеличению уровня ПП выше критического. На данный момент нерестовая часть популяции мойвы представлена только бедными поколениями и появление урожайного поколения, даже при благоприятных условиях, в такой ситуации маловероятно.

Наряду с абиотическими факторами, влияющими на выживание животных, важнейшее значение имеют биотические факторы, среди которых исключительное место принадлежит условиям питания и пищевым отношениям животных (Ивлев, 1977). Поэтому в данной работе мы в сжатой форме касаемся некоторых вопросов питания личинок рыб Норвежского и Баренцева морей.

Пикша. Впервые питание личинок пикши в Северо-Восточной Атлантике описано Т.К. Сысоевой и Л.Г. Базловой (1967). В этой работе был проанализирован материал, собранный в 1959, 1960 и 1961 гг. Наряду с вопросами питания рассмотрены морфологические особенности строения личинок пикши. Личинки пикши, так же как и личинки трески, объединены в 3 группы, соответствующие периодам их развития. Периоды эти несколько укрупнены, и авторы сами указывают на то, что в пределах каждого периода личинки отличаются по некоторым признакам. Например, личинки пикши, отнесенные к I периоду, характеризуются особенностями строения, которые, согласно теории В.В. Васнецова (1953), должны относиться к разным группам - этапам C_1 (сгущение мезенхимы в каудальной области плавниковой складки) и C_2 (хвостовая лопасть имеет лучи, косо направленные вниз). Это характерно и при описании следующих периодов.

У личинок пикши, так же как и личинок трески, наблюдается закономерная смена в питании по мере их роста. Личинки длиной 3-7(8) мм поедают мелких малоподвижных животных, главным образом науплиев и яйца Copepoda, среди которых доминирующая роль принадлежит Calanus finmarchicus. Кроме этих компонентов встречается также молодь Limacina sp., иногда до 50% по весу, но частота встречаемости и ее количество невелики. Самые мелкие личинки этого периода, только что перешедшие на внешнее питание, поедают микропланктон - водоросли и инфузории. Питание личинок одинакового размера в разные периоды года существенно отличается. Так, личинки длиной 5 мм в мае 1961 г. потребляли 21.8% (по числу экземпляров) простейших и яиц беспозвоночных, тогда как в июне в пище их нет. В питании личинок длиной 8 мм науплиусы Copepoda в мае составляли 100%, а в июне только 25.8%. Это прежде всего связано с динамикой видовой структуры зоопланктона, поскольку он развивается в зависимости от температурного режима весенне-летнего периода.

При переходе личинок пикши во II период - (7)8-18(10) мм - характер питания сильно меняется. Наибольшее значение имеют Copepoda, личинки Euphausiidae и молодь Appendicularia. Однако в отличие от личинок трески Copepoda играют меньшую роль в питании личинок и пелагической молоди пикши. Доля Calanus finmarchicus в пищевом комке не превышала 21.2% по весу и только 4.8-5.4% по количеству. Наименьшее значение C. finmarchicus имел в 1961 г., поскольку его биомасса в районе Лофотенских о-вов была низкой и крайне низкой в южной части Баренцева моря. Среди других Copepoda встречались Oithona similis, Pseudocalanus sp., Oncaea borealis, Temora longicornis и изредка - Metridia lucens, Microcalanus sp., Microsetella sp. Все это наиболее многочисленные или обычные виды Copepoda Норвежского и Баренцева морей. Весьма важное значение в питании личинок и пелагической молоди пикши во II и III периодах имеют Euphausiidae. Поедаются главным образом личинки различных стадий развития, яйца же и науплиусы в пище встречаются редко. Причем значение эвфаузиид увеличивается по мере роста личинок. Колебания значений эвфаузиид в пище по разным годам связано с колебаниями численности этого вида в районе исследований. Хорошим примером, иллюстрирующим отсутствие конкурентных взаимоотношений между пелагической молодью пикши и трески, может служить ситуация, сложившаяся в июне 1960 г. близ Нордкинского разреза, где наблюдалась плотная концентрация личинок Euphausiidae и „красного калянуса". Пелагическая молодь пикши, находившаяся в данном районе,

питалась преимущественно личинками Euphausiidae, трески – „красным калянусом". В июне 1961 г. в пище пелагической молоди II и III периодов обнаружены личинки окуней рода Sebastes. И хотя количественно они были не многочисленными – 0.3 и 0.5%, в весовом отношении играли более существенную роль – 6.5 и 12.4% соответственно.

Сравнивая в целом питание личинок и пелагической молоди трески и пикши, следует отметить у пикши более широкий спектр. Уже в I период наряду с науплиусами Copepoda личинки пикши в значительных количествах (по весу) потребляют молодь лимацин. В течение II и III периодов их основными компонентами являются Euphausiidae, C. finmarchicus, Appendicularia, при этом более важная роль принадлежит эвфаузиидам, а не C. finmarchicus, как у пелагической молоди трески. Таким образом, пелагическая молодь пикши питается более крупными объектами, чем треска. В этом существенное отличие баренцевоморской молоди пикши от пикши залива Мэн, где состав пищи личинок трески, пикши и сайды идентичен (Marak, 1960).

Треска. Первые сведения о питании личинок трески Gadus morhua L. в Северо-Восточной Атлантике были получены в 1865 г. Сарсом. Он исследовал содержимое кишечников личинок трески длиной 7–8 мм и обнаружил, что они питались представителями Copepoda, главным образом C. finmarchicus и T. longicornis. После длительного перерыва вопросы питания личинок трески в данном районе были дополнены Виборгом (Wiborg, 1948). Но более подробное изучение питания личинок трески было начато позже Т.К. Сысоевой (1964, 1973). Отличительной чертой данных исследований является их масштабность, т. е. была охвачена значительная акватория, в которую входили как места выклева, так и основные пути дрейфа личинок. Наряду с вопросами питания рассматривались морфологические особенности строения личинок. В результате личинки и пелагическая молодь до возраста 2.5–3 месяца были разбиты на 4 периода. К I периоду отнесены личинки, только что перешедшие на активное питание, длина личинок 3.2–7.0 мм. Основными объектами питания являются малоподвижные мелкие организмы, преимущественно науплиусы Calanus finmarchicus. Переход на внешнее питание весьма ответственный момент, так как главное условие в это время – наличие достаточного количества организмов, приемлемых для личинок. Критические концентрации пищи варьируют в это время от 52 до 190 науплиусов в литре и зависят от скорости плавания личинок и эффективности поимки жертв (Tilseth, 1984). Кроме науплиусов личинки I периода потребляют также яйца Copepoda, Oithona similis копеподитных стадий. Яйца Copepoda при прохождении по кишечному тракту личинок трески не перевариваются, что необходимо учитывать при оценке кормовой базы. Длительность переваривания науплиусов личинками, только что перешедшими на внешнее питание, находится в пределах 30 мин, в зависимости от размера. Более мелкие науплиусы (менее 220 мк длины карапакса) перевариваются в течение 15–20 мин (Tilseth, Ellertsen, 1984). Средние размеры жертв личинок I периода составляют 0.417±0.003 мм, варьируя в пределах 0.128–0.9 мм (Карамушко, Мухина, 1987).

По мере роста (7–19 мм) пищевой спектр личинок расширяется. Основу питания личинок данной группы по-прежнему составляет C. finmarchicus. Другие представители Copepoda встречаются в пище реже и в небольших количествах. К ним относятся: Pseudocalanus elongatus, Metridia lucens, Oncaea borealis, Acartia clausi, Microcalanus spp. и некоторые другие. По мере роста рыб возрастает только наибольший размер жертв, тогда как минимальный остается неизменным. Это позволяет более крупным особям полнее использовать кормовую базу. Тем не менее максимальный процент объектов, потреблявшийся личинками и молодью II периода, приходится на размеры до 0.8 мм (при *max* 2.5), III периода – 0.4–1.2 мм

(при max 3.7). Минимальная численность C. finmarchicus в планктоне, при которой начинает падать интенсивность питания молоди трески, находится в пределах 5-18 тыс. экз./$м^2$ (Сысоева, 1984).

Десятилетними наблюдениями (1959-1968 гг.) за личинками трески аркто-норвежского стада установлено, что их выживание в течение 2.5 мес от начала внешнего питания в значительной степени зависит от условий питания (Сысоева, 1974).

Окуни рода Sebastes. Существует единственная работа, дающая в некоторой степени представление о питании личинок рода Sebastes в Баренцевом и Норвежском морях в 1965 г. (Кончина, 1970). Личинки разделены на две группы (периоды). Материал ограничен скудными морфологическими характеристиками данных периодов, поэтому и мы для сравнения будем использовать размерные группы 5-8 мм и от 8-9 до 16 мм.

Основной пищей личинок 5-8 мм в апреле-мае являлись яйца Copepoda (до 90%). Мы уже отмечали, что яйца Copepoda не перевариваются в пищеварительном тракте не только личинок, но и взрослых рыб, если только они не имеют механических повреждений, что встречается редко. В июне значение яиц Copepoda резко уменьшилось, а в июле в кишечниках мелких личинок попадались только мелкие яйца O. similis. Основным объектом питания в это время стали науплиусы калянуса и копеподитные стадии O. similis. В июне 1965 г. в планктоне Норвежского и Баренцева морей отмечалась необычно высокая численность науплиусов C. finmarchicus, вызванная растянутым нерестом этого рачка. Увеличение роли O. similis в пище личинок также совпадает с массовым появлением этого рачка в июне. Таким образом, смена основных объектов питания личинок по мере их роста связана с процессами развития зоопланктона. Значительное место в питании особей более 9 мм занимали копеподиты Copepoda, представленные тремя видами рачков: Oithona similis, Pseudocalanus elongatus, Calanus finmarchicus. Личинки Limacina и личинки эвфаузиид составляют до 10% (по весу) пищи только у окуня размером 12-13 мм.

Камбала-ерш. Пищевой спектр личинок камбалы-ерша Hippoglossoides platessoides limandoides (Bloch) довольно разнообразен. Из 20-22 видов зоопланктона, который улавливается сетью Джеди, в кишечниках личинок было обнаружено более половины видов. Доминирующими, в зависимости от этапа развития личинок, были 1-3 вида пищи. Для личинок 6.9-11.9 мм (этап C_1) главными пищевыми объектами были науплиусы Copepoda, в основном C. finmarchicus. Некоторое количественное значение имеют также яйца Copepoda, Oithona similis, хотя весовая их доля невелика. При переходе личинок камбалы-ерша на следующий этап развития (C_2, длина 12.0-14.9 мм) их пищевой спектр в основном остается прежним. Значительно изменяется весовое соотношение пищевых компонентов. Главную роль теперь играет C. finmarchicus копеподитных стадий развития - 41.5%, что связано с большей подвижностью личинок этого этапа развития: плавниковая складка дифференцирована, в хвостовом плавнике имеются лучи. Кроме калянуса в питании возрастает также роль Euphausiacea (calypt., furc.) - 15.3% и Appendicularia - 20.91%.

У личинок 15.0-18.9 мм (этап D_1 пищевой спектр несколько расширяется за счет единично встречающихся личинок Polychaeta, Sagitta spp., которые практически не имеют значения в питании. Наиболее многочисленны по-прежнему науплиусы Copepoda - 28.3%. В весовом отношении доминирующая роль принадлежит Appendicularia - 39.3%, C. finmarchicus - 35.3%, Euphausiacea - 15.8%.

Подавляющее значение в питании личинок 19.0-25.0 мм (этап D_2) как по количеству, так и по массе принадлежит C. finmarchicus - 64.7 и 50.5% и Appendicularia - 29.4 и 49.4%.

Главной причиной элективности в питании личинок камбалы-ерша является, по-видимому, их локомоторная активность, а не размерная или видовая характеристика объектов. Так, личинки на C_1 и C_2 избирают в первую очередь малоподвижные объекты - науплиусов Copepoda и Euphausiacea (calypt., furc.), размеры которых отличаются весьма значительно. По мере развития органов движения в питание включаются все более подвижные зоопланктеры.

Мойва. Несмотря на то, что личинки мойвы имеют прямой кишечник, а это, как правило, приводит к потере его содержимого при поимке и фиксации, доля особей с пищей относительно высока - 36.4%. Данная величина значительно колеблется по мере роста личинок от 31.9% на этапе C_1 до 66.7% на этапе C_2. Для личинок мойвы отмечен весьма ограниченный видовой состав потребляющихся организмов. На этапе C_1 доминирующая роль принадлежит науплиусам Copepoda, как по количеству - 83.3%, так и по весу - 60.7%. Кроме науплиусов в пище личинок встречались копеподитные стадии C. finmarchicus и незначительное количество Oithona simalis и яиц Copepoda.

По мере роста личинок (этап C_2) процентное соотношение потребившихся организмов изменилось. Существенно возросла доля копеподитных стадий C. finmarchicus (до 66.7% по количеству и 95.2% по весу). Доля же науплиусов уменьшилась (19.0% по количеству и 2.9% по весу).

Представленные сведения дают характеристику питания личинок рыб Северо-Восточной Атлантики. Вполне очевидно, что необходимы дальнейшие исследования, результаты которых могут существенно расширить наши представления о динамике численности рыб на ранних этапах онтогенеза.

Глава 9

ОСНОВНЫЕ ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РЫБ ПОЛЯРНЫХ МОРЕЙ

Несмотря на многолетнюю историю изучения питания и пищевых взаимоотношений рыб полярных морей результаты этих достаточно фрагментарных исследований в основном описаны в общих чертах, в виде схем трофических связей. Только в отдельных случаях, в зависимости от роли тех или других периодов в ритме откорма рыб, обусловливающих их миграции и промысловые скопления и сопровождающиеся выеданием большого количества кормовых организмов (в том числе промысловых объектов), они рассмотрены более детально. Это прежде всего работы по питанию трески (Зацепин, Петрова, 1939; Новикова, 1962, 1965; Пономаренко, Ярагина, 1985, и др.), характеризующие различные периоды ее откорма в Баренцевом море (так называемый „мойвенный", „сельдяной", „капшачный" откорм, откорм сайкой) и уже своими названиями дающие представления об основных трофических связях этой рыбы. Однако и эти связи не остаются постоянными, они могут нарушаться как временно, под влиянием быстро изменяющихся факторов (сезонный прогрев воды, обусловливающий изменения в отдельных биологических этапах или распределении кормовых объектов, естественные колебания их численности и т. п), так и на более длительный период в связи с причинами глобального характера (изменения климата, резкое изменение численности видов, связанное с массовой гибелью, экологическими вспышками или в результате перелова). При этом, если первые (временные) существенно не изменяют сложившихся закономерностей в ритме питания трески, а только сопровождаются некоторыми особенностями в потреблении ею отдельных кормовых объектов, то вторые могут резко влиять на общий характер откорма, обусловливать в нем новые закономерности и даже изменять характер миграций.

При изучении трофических связей мы в основном исходили из тех изменений, которые произошли по линии „хищник-жертва" (на примере трески и ее основных кормовых объектов) за период с 20-х годов.

Мойвенный откорм. Прежде всего была исследована связь трески с мойвой, являющейся ее основным кормовым объектом в течение многих лет. Изучение материалов по питанию трески в 1928-1976 гг., проведенное в ПИНРО (по работам: Зацепина, Петровой, 1939; Гринкевич, 1957; Новиковой, 1962, 1965; Новиковой, Михалковича, 1963) И.Я. Пономаренко и Н.А. Ярагиной (1985), а также анализ динамики уловов мойвы за этот период (Алексеев, Лука, 1986), свидетельствуют о том, что наряду с повышением потребления мойвы в 50-70-е годы (при ее среднегодовом улове 20 тыс. т), установлена 9-10-летняя периодичность колебания ее встречаемости в желудках трески. При этом в западных и прибрежных районах, где треска откармливалась нерестовой мойвой, частота ее встречаемости в 1947-1976 гг. колебалась по годам от 9 до 62%, или от 17 до 57% по массе съеденной пищи. В последние годы (1977-1981) потребление мойвы в зимне-весенний период было высоким (в феврале до 36-60% по встречаемости, в марте - до 27-63%), а уловы максимальными - 600-800 тыс. т, значительно возросла роль мойвы

и в летнем откорме трески. В 1984-1986 гг. уловы мойвы стали снижаться (в 1985 г. по сравнению с 1984 г. вдвое; в 1986 по сравнению с 1985 г. – в 7 раз), а в 1987 г. ввиду резкого снижения численности стадо мойвы промыслом не использовалось. Из-за снижения численности мойвы и сокращения ее подходов к берегам Мурмана в Норвегии потребление ее треской в 1986-1987 гг. также уменьшилось, одновременно были отмечены существенные различия в характере потребления ее треской в эти годы. В 1986 г. откорм трески мойвой начался в январе. По мере продвижения косяков мойвы в юго-восточном направлении площади откорма трески увеличивались, однако ввиду неравномерности распределения мойвы потребление ее носило локальный характер. В большинстве районов юго-западной части Баренцева моря (Демидовская банка, Мурманский язык, Мурманская банка) частота встречаемости мойвы в желудках трески колебалась от 18 до 33% в январе-начале февраля до 44-48% в феврале-марте (табл. 28). В этот же период в прибрежных районах Норвегии (Фулей банка, Норвежский желоб, Нордкинская банка) частота встречаемости мойвы колебалась от 4 до 31%, соответственно здесь был ниже процент рыб с пищей в желудках. В прибрежье Мурмана отмечалось усиление откорма трески мойвой в апреле (Рыбачья банка, Кильдинская банка) и в мае (Западный Прибрежный район). Следует отметить, что в зимне-весенний период наряду с мойвой треска усиленно потребляла мигрирующую из восточных районов молодь сельди, роль которой была наиболее высокой в юго-западных районах моря (до 26-30% по встречаемости кормовых организмов в феврале и 7-17% в марте). Таким образом, можно сказать, что интенсивность питания трески была тесно связана с подходами преднерестовой мойвы и скоплениями зимующей молоди сельди. В целом можно отметить следующие локальные особенности откорма трески в зимне-весенний период: наиболее интенсивно он шел в феврале-марте в юго-западных районах Баренцева моря за счет преимущественного потребления мойвы и сельди, а также молоди трески и окуня (в феврале и гребневиков). Суточные рационы трески составляли в среднем 2.5-3.0% (максимально 4-5%) (табл. 29). Также довольно интенсивно треска питалась нерестовой мойвой в прибрежье Мурмана, за счет которой суточные рационы в апреле-мае составляли 2.2-2.3%. В западных районах, где роль мойвы (а также и сельди) в питании трески была значительно ниже, суточные рационы не превышали 0.6-0.9%.

В 1987 г. при чрезвычайно слабых подходах мойвы в прибрежные районы интенсивность ее откорма также была сниженной, нетипичным было ее распределение в поисках пищи. Питание трески мойвой наблюдалось только в отдельных районах моря – на Кильдинской банке (февраль-март), в районе Копытова (начало марта), в районе Западного желоба (конец апреля), на Демидовской банке (апрель) (табл. 30).

Ввиду слабого потребления мойвы интенсивность зимне-весеннего откорма трески была невысокой, суточные рационы составляли в среднем 1-2%, только при доминировании в ее пище мойвы они повышались до 2-3% (табл. 31). Максимального значения (6.6%) суточные рационы достигали в 3-й декаде марта в районе Кильдинской банки. Практически во всех районах треска питалась подросшей молодью окуня, в меньшей степени мелкой треской, в некоторых районах – пикшей и сайкой. Реже в пище трески преобладали ракообразные и головоногие моллюски.

Наряду с отмеченными локальными особенностями откорма трески в зимне-весенний период 1986-1987 гг., связанными с подходами мойвы и сельди, наблюдались различия в интенсивности питания рыб разных размерных групп. В тех случаях, когда хищники могли питаться в соответствии со своими потребностями (зависящими от объема желудка, скорости переваривания пищи, соответствия затраченной и получаемой энергии), интенсивность их откорма была довольно высока. Так, в 1986 г. мелкая неполовозрелая треска

Т а б л и ц а 28

Состав пищи трески в некоторых районах Баренцева и Норвежского морей в зимне-весенний период 1986 г. (в % частоты встречаемости у питавшихся рыб)

Состав пищи	Юго-западные районы Баренцева моря					Прибрежные районы Мурмана			Прибрежные районы Норвегии		
	I	II	II	III	III	IУ	IУ	У	II	III	III
Рыба											
мойва	33.3	17.9	48.0	47.9	43.5	41.7	67.2	62.5	4.0	31.1	19.4
треска	5.1	0.4	3.0	2.1	3.4	6.0	-	7.1	4.0	2.3	5.6
окунь	54.5	26.6	24.8	25.4	27.7	35.1	10.6	19.3	24.0	28.0	47.2
пикша	1.0	2.8	0.3	-	2.7	1.2	4.5	1.7	-	-	-
сельдь	3.0	29.8	26.0	7.2	17.0	-	1.5	-	4.0	9.1	5.6
прочие	2.0	1.6	1.8	2.8	7.2	3.6	4.5	3.6	16.0	1.6	11.1
Ракообразные											
креветки	49.5	12.7	29.8	41.9	43.9	29.9	28.8	8.9	4.0	12.9	36.1
эвфаузииды	16.2	3.2	-	2.1	20.5	9.0	0.2	58.9	-	13.6	8.3
темисто	33.3	3.6	23.0	18.9	3.8	47.9	5.9	7.1	4.0	9.1	8.3
прочие	11.1	0.4	0.3	8.7	19.4	6.0	-	-	76.0	11.4	-
Моллюски	1.0	2.8	-	-	-	16.0	-	1.8	-	-	-
Гребневики	6.1	1.6	8.5	11.7	16.7	-	-	-	-	11.4	19.4
Прочие	7.1	1.2	0.5	4.2	1.1	12.5	3.0	1.8	8.0	15.1	-
Число исследованных рыб, экз.	100	416	526	391	479	163	88	58	50	175	50
Из них с пищей, %	99.0	60.6	76.1	84.7	84.1	86.5	87.0	94.8	50.0	74.9	70.0

П р и м е ч а н и е. В табл. 28 и следующих римские цифры - месяцы.

Т а б л и ц а 29

Состав пищи и интенсивность ее потребления треской в различных районах юго-западной части Баренцева моря в зимне-весенний период 1986 г. (в % по массе ведущих кормовых организмов)

Состав пищи	Юго-западные районы Баренцева моря			Прибрежные районы Мурмана		Прибрежные районы Норвегии		
	I	II	III	1У	У	II	III	III
Рыба								
мойва	54.8	21.3	29.0	47.3	77.1	2.7	50.6	16.4
сельдь	1.9	19.4	27.0	0.2	-	12.5	16.4	9.6
треска	17.2	25.2	15.1	9.6	3.3	9.6	9.0	25.5
окунь	11.8	9.6	8.5	15.0	1.4	48.0	9.7	14.1
прочие	4.5	6.7	5.7	7.8	14.2	22.1	2.3	10.3
Креветки	4.5	2.6	2.7	5.7	0.6	0.1	1.4	4.5
Гребневики	3.0	12.6	6.2	0.2	-	-	9.8	16.6
Число рыб с пищей, %	99.0	75.8	84.9	82.8	94.8	50.0	74.9	70.0
Суточный рацион, в % массы тела	1.23	2.50	3.04	2.27	2.25	0.65	1.10	0.94
Число исследованных рыб, экз.	100	1543	1656	251	58	50	175	50

Т а б л и ц а 30

Состав пищи трески в некоторых районах Баренцева и Норвежского морей в зимне-весенний период 1987 г.

(в % частоты встречаемости у питавшихся рыб)

Состав пищи	Финмаркенская банка	Кильдинская банка		Район Копытова		Демидовская банка		Западный желоб		Сёре банка
	I	II	III	II	III	1У	1У	1У	У	У
Рыба										
мойва	-	19.4	95.6	-	15.2	9.1	41.1	21.1	-	-
треска	-	2.8	-	7.8	-	-	-	0.5	3.9	-
пикша	-	8.3	-	-	-	-	-	-	-	13.8
окунь	3.2	5.6	-	78.4	47.8	52.3	78.3	71.0	98.0	6.9
сайка	-	-	-	-	-	-	33.7	25.5	2.0	-
прочие	1.6	5.6	13.3	2.0	2.2	2.3	2.9	11.0	17.6	12.1
Ракообразные										
креветки	21.0	52.8	4.4	29.4	41.3	72.7	95.4	77.0	32.3	3.4
прочие	79.0	13.9	-	-	-	6.8	7.4	4.0	2.9	82.8
Головоногие	1.6	-	-	21.6	8.7	-	-	-	-	-
Другие животные	17.7	2.8	2.2	5.9	4.3	-	1.1	0.5	2.0	10.3

Т а б л и ц а 31

Состав пищи и интенсивность ее потребления треской в различных районах Баренцева моря в зимне-весенний период 1987 г (в % по массе)

Состав пищи	Финмаркенская банка	Кильдинская банка			Район Копытова		Демидовская банка	Западный желоб		Сёре банка
	I	I	II	III	II	III	1У	1У	У	У
Рыба										
мойва	-	-	19.3	94.4	-	4.6	25.9	11.6	-	-
треска	-	58.6	11.8	-	26.9	-	-	1.6	10.7	-
пикша	-	-	42.9	-	-	-	-	-	-	65.9
окунь	1.6	34.5	2.0	-	54.6	64.7	19.4	65.0	81.9	7.0
сайка	-	-	-	-	-	-	17.4	8.8	0.05	-
прочие	2.7	2.3	11.8	5.5	1.3	3.8	0.5	3.2	6.4	18.3
Ракообразные										
креветки	52.7	-	11.1	0.1	4.2	6.3	36.7	9.7	0.8	0.1
прочие	36.2	-	0.1	-	0.1	0.8	0.1	0.1	0.1	7.98
Головоногие	0.7	-	-	-	12.5	19.6	-	-	-	-
Другие животные	6.0	4.3	1.0	-	0.4	0.2	-	-	-	0.8
Число рыб с пищей, %	41.3	53.0	49.3	100.0	100.0	93.9	97.3	97.5	87.2	45.3
Суточный рацион, в % массы тела	0.12	-	1.46	6.55	2.11	1.38	2.64	1.63	1.90	0.78
Число исследованных рыб, экз.	150	21	73	45	51	49	225	205	117	150

(21-40 см), несмотря на большое видовое и размерное разнообразие доступных жертв (мойва 5-19 см, сельдь 12-26 см, молодь окуня и других рыб 6-20 см, а также мелкие и крупные ракообразные, гребневики) и широкие пределы длины потребляемых жертв (5-22 см), в основном избирала крупных животных преобладающей численности (мойву длиной 13-14 см, доминирующую в составе нерестового стада, сельдь 16-17 см, составляющую более 30%, гребневиков). Была отмечена высокая активность питания трески (80-90% рыб с пищей) и высокий уровень суточных рационов: 3-6% в феврале-марте и 2-4% в апреле-мае. Более крупная треска (41-60 см), по-видимому, тоже нуждалась в пище более крупных размеров, о чем свидетельствовало расширение ее пищевого спектра до 5-6 видов, в основном за счет подросшей молоди трески, пикши, окуня, камбалы-ерша длиной 15-22 см. Однако, поскольку они не образуют плотных концентраций, треска по-прежнему выедала мойву и сельдь преобладающих размеров (соответственно 13-14 см и 16-18 см), кроме того, в значительном количестве потребляла креветок, гребневиков. О напряженности в питании рыб этого размера в феврале свидетельствовало довольно низкое количество рыб с пищей (54-76%) и суточные рационы, не превышающие 1%. Только в марте, при переходе трески на преимущественное потребление мойвы и сельди было отмечено повышение суточных рационов до 2.3-3.4%. Примерно на том же уровне они сохранялись в апреле-мае.

У самых крупных рыб размером от 61 до 100 см, в небольших количествах встречающихся в уловах, стремление питаться крупными животными было выражено в наибольшей степени. Из их рациона постепенно выпадают относительно мелкие кормовые объекты - мойва и сельдь, как энергетически невыгодные, а их место занимают треска 26-34 см, пикша 24-30 см, камбала-ерш 17-21 см. Однако доступность этих рыб, ввиду их рассредоточенности в водоеме, в целом невелика: суточные рационы трески 61-80 см колеблются от 0.6 до 2.2%, у рыб 81-100 см - от 3.1 до 3.4%.

В 1987 г. размерные различия в питании трески были выражены слабее в связи с ее низкой пищевой обеспеченностью.

Следует отметить, что, несмотря на резкое снижение роли мойвы в питании трески в 1986-1987 гг. по сравнению с предыдущими годами, ее значение в годовом рационе трески (в процентах по массе пищевого комка) с учетом незначительного летнего потребления в 1986 г. (табл. 32) находилось на уровне многолетних, отмечаемых в 30-е годы, когда мойва составляла 18-21% среднего индекса наполнения желудка и в 80-е годы (соответственно 17-57% по массе съеденной пищи), в то время как в 1987 г. оно упало ниже этого уровня.

Откорм сельдью. Подобные же изменения происходили и при колебании численности другого важного кормового объекта трески - скандинавско-атлантической сельди. Если в 30-40-е годы сельдь наравне с мойвой занимала ведущее место в ее откорме (при среднем улове 40 тыс. т), то в 70-е годы в связи с резким снижением численности в результате перелова и неблагоприятных условий воспроизводства (Алексеев, Лука, 1986) она почти полностью исчезла из рациона хищника. При появлении в 1983 г. урожайного поколения сельди, она вновь отмечена в питании трески. Наши наблюдения за ее питанием в юго-западной части моря позволили в какой-то степени проследить влияние трески на численность этого поколения (табл. 33).

Единичные экземпляры сельди средней длиной 11 см встречались в питании трески уже в декабре 1984 г., более значительной ее роль была в ноябре 1985 г. (до 32% по встречаемости, или 29% по массе пищевого комка), средние размеры сельди составляли 15.5 см (с колебаниями от 7 до 23 см). Наиболее интенсивно четырехлетняя (3+) сельдь выедалась треской в феврале-марте 1986 г. при ее массовых подходах из восточных районов и скапливании на склонах Мурманской банки. Максимального значения в пита-

Таблица 32

Значение различных кормовых объектов в годовом рационе трески в 1986-1987 гг. (в % по массе)

Состав пищи	1986 г.	1987 г.
Рыба		
мойва	28.0	12.9
треска	18.1	5.2
окунь	11.1	42.8
камбала-ерш	1.7	2.7
пикша	3.5	5.1
сайка	-	7.3
сельдь	20.9	-
прочие	0.7	4.3
Ракообразные		
креветка	4.8	10.9
темисто	-	5.4
эвфаузииды и пр.	0.7	2.0
Гребневики	8.3	-
Головоногие и др.	2.2	1.4

нии трески она достигала во 2-3-й декадах февраля (до 26-30% по встречаемости, или 37-51% по массе), а также во 2-й декаде марта (соответственно 25 и 40%). При этом треска выедала сельдь доминирующих размеров - 17-19 см.

Откорм сайкой. Потребление треской сайки в значительной степени связано как с термикой отдельных районов Баренцева моря, так и с колебаниями ее численности. Обычно треска наиболее интенсивно питается новоземельской сайкой в северо-восточных районах моря в осенне-зимний период при образовании ею преднерестовых концентраций на мелководьях (температуры 1 °С и ниже), при этом значение сайки в пище трески может достигать 30-50%, а в среднем за год оно не превышает 5% (Зацепин, Петрова, 1939). Шпицбергенская сайка является довольно постоянным, хотя и не основным компонентом в питании трески, в некоторых районах сайка встречается в ее питании только при отсутствии обычной пищи. В какой-то степени численность сайки отражена в ее уловах (специализированный промысел сайки новоземельской группировки ведется с 1967 г.): средний вылов ее в 1969-1971 гг. составил 230 тыс. т, затем началось его постепенное сокращение (от 100 тыс. т в начале 70-х годов до 7 тыс. т в конце).

В последние годы потребление треской сайки несколько увеличилось. В 1986 г. в районе Шпицбергена и Зюйдкапского желоба треска интенсивно питалась сайкой в августе, ее значение по встречаемости кормовых организмов составляло около 12%, но по массе сайка доминировала (62%), поскольку треска в это время в большом количестве потребляла мелких ракообразных. Размеры сайки в пище трески колебались от 6 до 17 см (в среднем 11 см), при преимущественном выедании размерной группы 6-8 см. В 1987 г. из-за плохой пищевой обеспеченности трески, связанной со слабыми подходами мойвы, отмечалось довольно интенсивное поедание треской сайки в центральных районах (Западный желоб, Демидовская банка) на глубинах 350-400 м в апреле при температуре минус 0.2 °С. Ее значение достигало 25-30% по встречаемости кормовых организмов в желудках (в отдельных пробах до 50%) или до 9-19% по массе пищевого комка, при средних размерах

Т а б л и ц а 33

Потребление треской сельди в юго-западной части Баренцева моря в 1984–1987 гг.

Район наблюдений	Время наблюдений	Значение сельди, %		Средняя длина, см	Колебания длины, см
		по частоте встречаемости	по массе		
Рыбачья банка	Декабрь (3-я дек.), 1984 г.	3.3	1.3	11.0	-
С.-В. склон Мурманской банки	Ноябрь (3-я дек.), 1985 г.	32.3	29.3	15.5	7-23
Мурманский язык, Демидовская банка	Февраль (1-я дек.), 1986 г.	3.4	4.6	18.4	18-19
С.-З. склон Мурманской банки, Мурманский язык, Финмаркенская банка	Февраль (2-я дек.), 1986 г.	29.8	51.4	17.9	17-18
Северный и Ю.-З. склоны Мурманской банки	Февраль (3-я дек.), 1986 г.	26.0	37.2	17.6	17-18
Мурманский язык, Демидовская банка	Март (1-я дек.), 1986 г.	7.2	16.3	17.1	14-19
Мурманский язык, Финмаркенская, Рыбачья банки	Март (2-я дек.), 1986 г.	17.0	14.0	17.7	16-19
С.-В и С.-З склоны Мурманской банки, Центральное плато	Март (2-я дек.), 1986 г.	24.6	40.3	18.9	17-20
Кильдинская банка	Апрель (3-я дек.), 1986 г.	1.5	0.5	15.0	-
Кильдинская банка	Март (3-я дек.), 1987 г.	11.1	5.4	15.9	15-17

сайки 10.5 см в районе Западного желоба и 12.9 см в районе Демидовской банки. Довольно значительной роль сайки в питании трески была в районе Зюйдкапского желоба в августе при ее средних размерах 14.2 см, она также продолжала встречаться в пище трески на Демидовской банке в октябре. В этот период (ноябрь-октябрь) наибольшее количество сайки треска поедала в восточных районах моря, а особенно высокой ее роль была в откорме

трески в Северо-Центральном районе в ноябре (до 89% по массе), средние размеры сайки составляли 15.1 см.

Потребление молоди промысловых рыб. Среди потребляемой молоди жертвой трески чаще всего становится собственная молодь. Ее потребление треской обычно усиливается при недостаточном откорме основной пищей (мойвой и сельдью), преимущественно в западных районах моря в мае, а также в сентябре-октябре при массовых миграциях туда трески в связи с летним прогревом воды. В последние годы в связи с снижением интенсивности зимне-весеннего откорма трески выедание ею собственной молоди усилилось. Молодь начинает потребляться уже рыбами длиной 28-30 см (максимальная относительная длина трески- жертвы может достигать 40% длины трески- хищника). По мере увеличения размеров хищника длина молоди повышается от 10-15 см до 30 см. Крупные рыбы (60-80 см) потребляют треску длиной 35-40 см. Это 2-3-летки, которые питаются наравне со взрослыми рыбами (их значение в пище крупных рыб может достигать 10-25% по массе). Повысилось потребление треской молоди и в летний период (в некоторых районах в июле-августе оно достигало 24-40%). Напротив, в восточных районах в сентябре-октябре оно было крайне низким (не более 1-4%). Только в юго-западных районах (Мурманский язык, Мурманское мелководье, Мурманская и Рыбачья банки) в этот же период отмечалось интенсивное питание трески собственной подросшей молодью (l =16-18 см), где она составляла до 40-60% массы всей пищи. В 1986-1987 гг. значение молоди трески в годовом рационе трески составляло соответственно 18.1-5.2%.

Молодь пикши, как и молодь трески, потребляется треской также довольно регулярно, но в меньших количествах и в отличие от молоди трески - только взрослыми особями (при длине пикши 16-30 см).

В последние годы постоянным и существенным компонентом пищи трески является молодь морских окуней. В зимне-весенний период 1986 г. окунь потреблялся треской практически с той же интенсивностью, что мойва и сельдь. В большинстве районов юго-западной части Баренцева моря, прибрежных районов Мурмана и Норвегии частота его встречаемости в желудках трески составляла 25-50% при средних размерах 6-12 см. В летний период в некоторых районах (Западный желоб, Демидовская банка, Мурманский язык) значение окуня повышалось до 62-72%. Поскольку треска в основном потребляла мелкого окуня, его значение по массе было ниже: в зимне-весенний период от 9 до 16%, в летний - от 22 до 28%. В общем годовом рационе трески в 1986 г. значение молоди окуня составляло 11%. В 1987 г. при чрезвычайно слабых подходах мойвы и отсутствии сельди треска еще более интенсивно откармливалась молодью окуня в основных районах его обитания (Демидовской банке, Западном желобе, районе Копытова), где частота встречаемости окуня колебалась от 50-80 до 70-100% (или соответственно по массе от 20-50 до 65-80%). В осенний период отмечен высокий уровень потребления треской мальков окуня длиной 3-5 см в районах Западного склона Медвежинской банки, Демидовской банки, Северо-Восточного склона Мурманской банки (30-50% по встречаемости или 5-10% по массе). В целом потребление окуня треской в 1987 г. было очень высоким, его значение в годовом рационе достигало 43%.

Потребление ракообразных. Ракообразные и прежде всего так называемый „капшак", преимущественно макропланктонные рачки из семейства Euphausiidae и Hyperiidae, занимающие второе место в питании трески после рыбы, в некоторых случаях являются единственным объектом ее летнего откорма, составляя до 75-100% среднего индекса наполнения желудка (Зацепин, Петрова, 1939). В значительной степени это зависит от термических условий, особенностей биологии, распределения, численности отдельных видов рачков (Дробышева, 1957, 1979). В 50-60-е годы при резком снижении

запасов капшака в ряде районов треска голодала (Гринкевич, 1957). Период 80-х гг. характеризовался наиболее интенсивным откормом баренцевоморской трески эвфаузиидами (Ярагина, 1985), при ведущей роли Thysanoessa raschii, господствующего в макропланктонном сообществе с 70-х гг. (Дробышева, 1979, 1986; Bliznichenko et al., 1983). Наряду с мелкими ракообразными в 80-е годы в питании трески отмечено резкое повышение роли креветок преимущественно Pandalus borealis (Ярагина, 1986; Беренбойм и др., 1987), составлявших в 30-е годы не более 5% массы ее пищи (Зацепин, Петрова, 1959).

Исследования 1986-1987 гг. свидетельствовали о значительной роли ракообразных в питании трески. Их высокая встречаемость в желудках в ряде случаев отмечалась уже в зимне-весенний период в 1986 г. на Демидовской банке (январь), Мурманской банке (февраль-март), в районе Мурманского языка (март), на Рыбачьей банке (апрель), в Западном Прибрежном районе (май); в 1987 г. в районе Финмаркенской банки (январь), Кильдинской банки (февраль), Сёре банки (май). Суммарные максимальные значения эвфаузиид и гиперийд в этих районах достигали 40-83%. В летнем питании в желудках трески регулярно встречались как эвфаузииды (преимущественно Thysonoessa raschii размером 20-25 мм), так и гипериды (в основном мелкий вид Parathemisto abissorum и более крупный P. libellula размером 15-30 мм). Наиболее высокая встречаемость этих видов в 1986 г. отмечалась в районах Финмаркенской, Демидовской, Рыбачьей и Кильдинской банок, где они составляли от 30 до 93%. Однако, учитывая, что треска летом усиленно питалась молодью рыб (трески и окуня), а также креветками, значение мелких ракообразных по массе в целом было невысоким (до 1%). В 1987 г. отмечалось интенсивное питание трески эвфаузиидами в Восточно-Прибрежном районе в августе, их значение по частоте встречаемости достигало 72.5% (или 35% по массе). В районе Зюйдкапского желоба, напротив, треска более интенсивно выедала темисто P. libellula, который составлял до 57% по встречаемости (или 49% по массе). В общем годовом рационе доля мелких ракообразных была небольшой, в 1986 - 0.7%, а в 1987 г. - 7.4% (из них темисто 5.4%). Повсеместно в эти годы в питании трески встречались креветки (как и мелкие ракообразные, даже в зимне-весенний период), но наиболее высокой их роль была в летнем питании (до 50-80% по частоте встречаемости или 24-48% по массе). Значение креветок в годовом рационе трески составляло в 1986 г. 4.8%, что близко к данным за 30-е годы, а в 1987 оно повысилось вдвое, несмотря на снижение запаса креветок (Беренбойм и др., 1987).

Как видно, молодь рыб и ракообразные в некоторых районах составляют основу питания трески в летне-осенний период. В западных районах (1986 г.) ввиду слабого весеннего питания треска довольно интенсивно питалась в июне (табл. 34), при этом относительно мелкая треска (до 60 см) - молодью окуня и креветками, а более крупная (до 140 см) - рыбой (молодью тресковых, окуня, камбалой-ершом). В других районах (Финмаркенская, Демидовская банки, Мурманский язык) в июле-августе треска довольно активно, хотя и в небольших количествах, потребляла мойву, собственную молодь и молодь окуня, а также ракообразных. В прибрежных районах активность питания трески была значительно ниже. В июне в районе Рыбачьей банки, где держалось небольшое количество мелкой трески, она практически не питалась. В июле пищевая активность трески в этом районе несколько повысилась, в составе ее пищи в небольших количествах появилась мойва и молодь трески, а ведущее место по встречаемости заняли мелкие ракообразные. Примерно таким же оставался рацион трески в августе, за исключением добавления в его состав молоди окуня и исчезновения пикши, а также изменения соотношения роли мелких и крупных ракообразных. В это же время на Кильдинской

Т а б л и ц а 34

Состав пищи трески в юго-западной части Баренцева моря в летний период 1986 г. (в % частоты встречаемости у питавшихся рыб).

Состав пищи	Юго-Западные районы Баренцева моря						Прибрежные районы Мурмана			
	УI	УII	УII	УIII	УIII	УIII	УI	УII	УIII	УIII
Рыба										
мойва	15.4	-	13.4	52.3	9.3	7.7	-	5.9	4.0	-
треска	5.7	31.0	11.8	2.3	1.9	-	-	11.8	16.0	16.7
окунь	71.5	11.9	64.9	1.5	5.6	61.5	-	-	16.0	-
пикша	2.4	4.8	-	-	1.9	-	100.0	5.9	-	-
прочие	10.6	2.4	1.0	4.6	-	-	-	-	12.0	11.2
Ракообразные										
креветки	60.2	9.8	85.6	16.9	3.7	73.1	-	17.6	36.0	-
эвфаузииды	-	11.9	-	4.6	42.6	3.8	-	52.9	-	50.0
темисто	0.8	-	3.1	93.1	59.3	-	-	29.4	12.0	61.1
прочие	0.8	11.9	1.0	2.3	3.7	-	-	5.9	4.0	-
Гребневики	-	11.9	-	-	5.6	-	-	-	-	-
Другие организмы	1.6	14.3	-	6.9	3.7	-	-	-	20.0	-
Число исследованных рыб, экз.	125	97	100	131	87	30	175	44	53	20
Из них с пищей, %	98.4	43.3	97.0	99.2	62.1	86.7	1.7	38.6	48.1	90.0

13 Заказ 1642

банке треска в основном питалась мелкими ракообразными. В целом наши материалы подтверждают выводы о слабом летнем питании трески в юго-западной части Баренцева моря, сделанные еще в 30-е годы. Только в отдельных районах в июле-августе складываются относительно благоприятные условия откорма трески, и ее суточные рационы достигают 1-2%. При этом в районах, где в составе пищи преобладают ракообразные, суточные рационы выше у мелких рыб, а при преимущественном питании подросшей молодью тресковых рыб (l=22-27 см) и окуня они выше у крупных (табл. 35). Примерно такой же характер летнего питания трески был отмечен в 1987 г., наиболее интенсивно она откармливалась в районе Зюйдкапского желоба, где за счет преимущественного потребления рыбами длиной 40-60 см мелких ракообразных и сайки суточные рационы составляли 2.6%, а у более крупных и более мелких рыб, соответственно питавшихся только рыбой (первые) и только ракообразными (вторые), суточные рационы составляли 1.6-1.8% (табл. 36). Осеннее питание трески в разных районах также характеризовалось неодинаковой интенсивностью. В 1986 г. в юго-западных районах моря, где в составе ее пищи доминировала крупная молодь трески, мелкие непромысловые рыбы и ракообразные (изредка камбала-ерш, сельдь), суточные рационы составляли 0.7-1.6% (табл. 37). В 1987 г., когда пища была крайне разнообразной (до 10 видов объектов), суточные рационы колебались в еще большей степени (от 0.2 до 3.1%). В более восточных районах за счет преимущественного потребления сайки, образующей преднерестовые концентрации, суточные рационы достигали 2.1-3.7%.

Отмеченные сезонные и годовые изменения состава пищи трески в 1986-1987 гг. обусловили существенные различия интенсивности ее откорма. В зимние месяцы (декабрь-январь) при разнообразном питании, интенсивность ее откорма довольно низка, суточные рационы едва превышают 1%. Начиная с февраля, при переходе трески на преимущественное потребление 2-5 видов животных, суточные рационы постепенно повышаются, достигая максимальных величин при питании 1-2 наиболее предпочитаемыми видами, образующими высокие концентрации (чаще всего это мойва, сайка, креветки). В зависимости от особенностей их распределения и подходов в отдельные годы сезонный ритм откорма трески может несколько изменяться, но общий годовой ход ее питания в эти годы остается довольно стабильным. Наибольшее количество пищи (до 50-54%) треска потребляет в зимне-весенний период (февраль-май), меньше (26-38 %) ее приходится на летне-осенний период (июнь-сентябрь) и еще меньше (12-20%) на 4 осенне-зимних месяца (октябрь-январь), табл. 38. Сравнение с данными о ритмике питания трески в 30-е годы (по среднемесячным индексам наполнения желудков) свидетельствует о существенном снижении роли осеннего откорма в годы наших исследований, что связано с выпадением из состава пищи трески в этот период сельди, а также об усилении откорма трески в зимне-весенний период после малоинтенсивного питания осенью.

Несмотря на некоторые различия в распределении пищи, съеденной треской по сезонам в 1986-1987 гг., ее общее количество в эти годы, т. е. годовые рационы, оказалось примерно одинаковыми - 560-548%, или 5-6 собственных масс трески.

Количественные данные (суточные, месячные и годовые рационы) о потреблении треской массовых кормовых объектов (мойвы, сельди, молоди окуня, тресковых рыб, креветок и др.), полученные на основе изучения их трофических связей, позволяют более обоснованно оценить экологическую обстановку, складывающуюся в бассейне Баренцева моря. Глубокие депрессивные изменения состояния запасов сельди, в последние годы и мойвы, креветок привели к существенному ухудшению кормовой базы трески. В связи с этим интенсивность ее питания в основных районах откорма резко снизилась, в

Т а б л и ц а 35

Интенсивность питания трески разных размерных групп в летний период 1984-1986 гг. в юго-западной части Баренцева моря

Район	Время исследований	Число исследованных рыб, экз.	20-40 см		41-60 см		61-80 см		81-100 см	
			число рыб с пищей, %	суточный рацион, в % массы тела	число рыб с пищей, %	суточный рацион, в % массы тела	число рыб с пищей, %	суточный рацион, в % массы тела	число рыб с пищей, %	суточный рацион, в % массы тела
Рыбачья банка	Июнь, 1986 г.	175	0	-	2.8	0.12	0	-	-	-
	Июль	44	-	-	43.4	0.01	43.7	0.73	-	-
	Август	53	63.1	0.35	25.0	0.35	66.7	2.67	-	-
Финмаркенская банка	Июль, 1986 г.	97	32.1	0.46	35.0	0.85	62.5	1.32	60.0	1.11
	Август	87	75.0	0.41	59.9	0.37	50.0	0.61	-	-
Нордкинская банка	Июнь, 1986 г.	125	-	-	96.3	2.19	98.6	2.12	100.0	1.68
Демидовская банка	Июль, 1986 г.	100	-	-	97.6	1.09	96.5	1.20	-	-
	Август	131	98.9	2.17	100.0	1.69	-	-	-	-
Мурманский язык	Август, 1986 г.	30	-	-	76.5	0.85	100.0	1.52	-	-
Финмаркенская, Рыбачья банки	Июнь, 1984 г.	74	-	-	90.3	0.51	84.9	0.74	100.0	1.27
Кильдинская банка	Июль, 1984 г.	102	75.0	1.99	87.7	1.43	76.2	0.74	-	-

Т а б л и ц а 36

Состав пищи и интенсивность ее потребления треской в различных районах Баренцева моря в летне-осенний период 1987 г. (в % по массе)

Состав пищи	Восточно-Прибрежный район	Зюйдкапский желоб	Западный склон Медвежинской банки	Мурманский язык, Рыбачья и Мурманская банки	Демидовская банка	Мурманское мелководье, Ю.-З. склон Мурманской банки	Канинско-Колгуевское мелководье	Северо-Центральный район	С.-В. склон Мурманской банки
	УIII	УIII	1X	1X	X	X1	X	X1	X1
Рыба				60.5					
мойва	-	-	-	16.0	5.6	-	2.4	-	2.4
треска	-	-	5.8	39.1	-	-	1.0	3.7	0.8
окунь	-	0.4	10.2	4.3	5.4	9.7	-	-	6.3
сайка	-	25.8	-	-	2.4	-	12.6	88.5	57.6
прочие	59.8 (песчанка, камбала-ерш)	11.6	1.2	1.1	15.6	1.3	26.9 (бычки, камбала-ерш, липарис)	2.8	1.3
Ракообразные				34.4					
креветки	0.5	11.9	0.4	6.6	2.1	14.1	2.9	0.5	1.7
эвфаузииды	34.9	-	0.4	11.9	0.1	5.6	-	-	-
темисто	0.1	49.2	39.2	15.9	65.8	5.8	46.7	-	22.5
прочие		1.2	35.1		0.1	13.2	7.4 (крабы)	1.0	-
Другие животные	4.7	0.9	7.7	6.0	2.9	37.7	-	3.6	7.4
Число рыб с пищей, %	80.0	98.0	60.0	87.0	100.0	78.7	100.0	91.8	100.0
Суточный рацион, в % массы тела	0.50	2.38	0.38	0.51	3.13	0.21	3.66	2.71	2.10
Число исследованных рыб, экз.	50	50	50	200	50	75	75	50	25

Т а б л и ц а 37

Сезонная динамика и интенсивность откорма трески в юго-западной части Баренцева моря в 1986 г. (в % по массе)

Состав пищи	I	II	III	IУ	У	УI	УII	УIII	IХ	Х	ХI	ХII
Рыба										Нет данных		
мойва	54.8	21.3	29.0	49.7	77.1	-	3.2	17.6	4.3		0.1	
сельдь	1.9	19.4	27.0	0.2	-	-	-	-	1.8		29.3	-
треска	17.2	25.2	15.1	9.9	3.3		39.7	23.6	47.3		0.2	5.8
окунь	11.8	9.6	8.5	15.9	1.4	-	27.5	22.2	0.6		0.6	6.6
пикша	-	3.2	3.4	6.2	14.2	100.0	2.5	1.3	-		-	13.5
прочие	5.6	3.5	2.3	1.3	-	-	0.1	2.8	23.4			11.4
Ракообразные												
креветки	4.5	2.6	4.8	3.6	0.6	-	23.5	8.1	22.6		0.7	47.8
эвфаузииды	-	0.3	0.1	0.1	0.8	-	0.1	0.4	-		0.2	0.1
прочие	0.8	0.1	0.1	1.7	0.9	-	0.1	17.5			0.2	-
Головоногие	0.3	2.1	-	11.0	1.4	-	-	2.0			-	-
Гребневики	3.0	12.6	9.6	0.2	-	-	3.2	4.0			68.6	14.8
Другие организмы	0.1	0.1	-	0.2	0.2	-	0.1	0.5	-		0.1	-
Суточный рацион, в % массы тела	1.23	2.50	3.04	2.27	2.25	0.50	1.16	1.51	0.64	1.00 (условно)	1.63	0.75

Т а б л и ц а 38

Месячные и годовые рационы трески в 1986–1987 гг. и их распределение по сезонам

Рацион	II	III	IУ	У	УI	УII	УIII	IХ	Х	ХI	ХII	I	Годовой рацион
1986 г.													
Месячные рационы (в % от массы тела)	70.0	94.2	68.1	69.7	15.0	36.0	46.8	19.2	31.0	48.9	23.2	38.1	560.3
В % по сезонам			53.9				26.4				19.7		
1987 г.													
Месячные рационы (в % от массы тела)	53.4	118.8	63.9	41.4	15.0	34.8	43.2	13.2	101.4	43.8	20.4	3.6	548.3
В % по сезонам			50.2				37.6				12.2		

составе рациона упала доля объектов, ранее составляющих его основу, а сами понятия „мойвенный", „сельдяной" откорм практически потеряли свой первоначальный смысл. Одновременно были отмечены изменения в характере и протяженности миграций трески. В 1987 г. распределение трески в первом полугодии было крайне западным. В январе-феврале вместо обычной миграции вслед за нерестовой мойвой к побережью Мурмана и Норвегии она проходила мористее, по районам Финмаркенской банки, Мурманского языка, Нордкинской банки и Норвежского желоба. Часть наиболее крупных рыб достигла банок Сёре, Фулей, Маланг. В Медвежинско-Шпицбергенском районе треска встречалась на больших глубинах (450-700 м), но во всех этих районах питание ее было слабым. В марте-апреле треска распределялась в районах Копытова, вдоль Западного желоба, на Демидовской банке, где интенсивность ее питания несколько повысилась; до апреля распределение трески было довольно широким, но по-прежнему западным, (район Копытова, Южный склон Медвежинской банки, Западный желоб, Норвежский желоб, Нордкинская и Сёре банки). Нагульная миграция трески в 1987 г. началась позже, чем обычно - в конце июня-июля, и к ноябрю она достигала крайних восточных границ своего ареала: Колгуевского района и мелководья Гусиной банки, северной части Новоземельского мелководья. Как отмечалось, летне-осеннее питание ее во всех районах было крайне разнообразным, в большинстве случаев оно характеризовалось широким пищевым спектром и низкой интенсивностью. Только в наиболее восточных районах при преимущественном потреблении сайки суточные рационы трески достигали 2-4%.

За счет очень активного перемещения в поисках пищи треска в целом потребила ее количество, сравнимое в 1986 г. Однако малоинтенсивное питание трески в сочетании с необходимостью совершения ею миграций большой протяженности, требующих больших затрат энергии, привело к резкому снижению жирности рыбы. Этот показатель, достигающий максимальных значений (7-9%), в 1986 г. снизился до уровня ниже среднемноголетнего (4.1%), а в 1987 г. упал до 2.5-3.5%. Безусловно, складывающаяся обстановка для откорма трески будет сопровождаться дальнейшим ухудшением состояния ее стада (снижением темпа роста, полового созревания, упитанности, уровня воспроизводства), этому же будет способствовать и усиление выедания треской собственной молоди. В сложившихся условиях, при которых мы наблюдаем, с одной стороны, падение численности основных кормовых объектов трески (мойвы, сельди, креветок), являющихся планктофагами, с другой - высвобождение большого количества зоопланктона, трудно сказать, какой вид займет ведущее место в питании трески и как дальше будут складываться их пищевые взаимоотношения. По-видимому, в первое время это будет окунь, который уже в 1987 г. являлся основным кормовым объектом трески. Промысловые запасы окуня в настоящее время также находятся в неблагополучном состоянии, питание трески окунем в 1986-1987 гг. осуществлялось за счет молоди сравнительно многочисленных поколений 1982-1983 гг. Восстановление запасов окуня будет идти медленно, так как все последующие поколения неурожайные, а пресс хищника - трески - может быть довольно высок. В дальнейшем для рациональной эксплуатации запасов необходимо на основе количественной оценки потребления треской ее основных кормовых объектов ограничивать их вылов и предусматривать необходимое количество для питания этой ценной рыбы. Соответствие пищевой обеспеченности и пищевых потребностей рыб будет способствовать сохранению энергетического баланса экосистемы Баренцева моря на стабильном уровне.

Глава 10

ПАРАЗИТЫ В ЭКОСИСТЕМАХ СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ

В развитии паразитологии как науки отчетливо выделяются несколько основных направлений. Начало одного из них справедливо связывается с именем немецкого исследователя Макса Брауна, который еще в конце прошлого века утверждал, что общим для всех паразитов является „образ жизни", и что они представляют собой „биологическую группу" (цит по: Догель, 1947, с. 6). Дальнейшее развитие это экологическое направление получило в трудах выдающихся современных паразитологов лишь в первой половине нашего столетия (Догель, 1947; Беклемишев, 1970). В настоящее время уже, пожалуй, ни у кого не возникает сомнений в том, что основная задача паразитологии состоит в изучении закономерностей существования паразитов в экосистемах. Именно при таком подходе наиболее отчетливо проявляется специфика паразитов как своеобразной экологической группировки. Выражением этого своеобразия являются и сложные жизненные циклы, свойственные представителям многих групп, и обусловленное этим фактором чрезвычайное усложнение путей циркуляции паразитов в природных комплексах, и характерная для многих видов сложная фазовая (возрастная) структура популяций, и многое другое. Картина еще более усложняется, когда мы начинаем анализировать особенности распределения паразитов в пространстве и во времени.

Подобное многообразие определяется огромным, пока еще плохо поддающимся учету количеством факторов самой разной природы. С одной стороны, это присущие каждому конкретному виду паразитов биологические особенности, сформировавшиеся в процессе предшествующей эволюции и закрепленные генетически. С другой - это факторы внешней среды как абиотические, так и биотические. При этом необходимо помнить, что само по себе эта среда также характеризуется качественным своеобразием, которое отражено в учении Е.Н. Павловского о среде I и II порядков.

Однако без анализа всех этих особенностей паразитизма как биологического явления мы никогда не сможем правильно оценить ту роль, которую паразиты играют в любых природных комплексах: морских, пресноводных или наземных. Априорно негативная оценка паразитизма, выразившаяся в учении о девастации паразитов, заменяется в наше время стремлением выяснить масштабы и характер реального влияния паразитов на функционирование экосистем. Время готовых ответов еще не пришло. Более того, мы только учимся ставить вопросы.

Тем не менее уже сейчас накапливаются данные, требующие хотя бы предварительного осмысления. Они касаются разных экосистем (преимущественно морских и пресноводных) и отдельных групп паразитов. Несмотря на всю фрагментарность этих материалов, их анализ позволяет наметить возможные пути дальнейших исследований.

В природе паразиты существуют не сами по себе, а в рамках конкретной паразито-хозяинной системы той или иной степени сложности. Паразит и хозяин - два равноправных компонента этой системы, каждый из которых вносит свой вклад в стабилизацию или, наоборот, дестабилизацию этого антагонистического двуединства. И паразиты, и хозяева определенным образом влияют друг на друга, причем это активное взаимодействие проявляется на самых разных уровнях - и организменном, и популяционном.

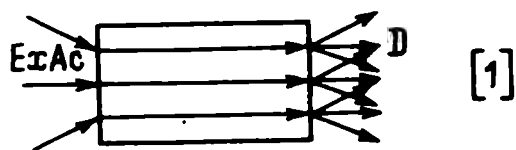
10.1. Основные типы жизненных циклов паразитов и роль животных-хозяев в их реализации

При всех биологических различиях паразитов всем им приходится решать сходные задачи: воспроизводство, поддерживаемое на уровне, достаточном для устойчивого существования вида, успешная передача инвазионного начала от одного хозяина к другому и, наконец, получение энергии, необходимой для решения первых двух задач.

Если с такой грубо обобщенной точки зрения проанализировать жизненные циклы паразитов, то их многообразие окажется не таким уж большим. Для этой цели мы воспользуемся принципами, предложенными В.А. Догелем (1947) для классификации жизненных циклов паразитов.

В наиболее простых случаях осуществление жизненного цикла паразита связано с использованием только одного животного-хозяина. Такие формы встречаются среди представителей разных систематических групп и в разных экосистемах. Применительно к морским экосистемам следует отметить, что подобного рода циклы реализуются и на литорали, и в бентали, и в пелагиали.

Заражение животных-хозяев во всех случаях осуществляется путем экзогенной аккумуляции (ExAc). В дальнейшем, однако, возможны два варианта развития событий. У очень многих видов численность группировки паразитов в хозяине определяется только интенсивностью процесса заражения. Эндогенная агломерация отсутствует, а размножение паразитов, если оно имеет место, обеспечивает усиленную эмиссию инвазионного начала во внешнюю среду (D) [1].



[1]

Такими жизненными циклами обладают грегарины (отр. Eugregarinida), моногенетические сосальщики (за исключением представителей сем. Gyrodactylidae), некоторые нематоды, паразитические раки и моллюски. Причем в одних случаях эти циклы первичны, как это имеет место у моногеней, раков и моллюсков. В других же – они формируются в результате вторичного сокращения путей циркуляции паразита, как это характерно, например, для нематоды Ascarophis sp. (Вальтер и др., 1987), весь цикл развития которой протекает в литоральных гаммаридах.

Роль хозяина ограничивается двумя основными функциями. В первую очередь это источник энергии, который обеспечивает не только развитие паразитов, но и процессы их размножения. Важное значение приобретает и аккумуляция избыточной энергии для обеспечения существования во внешней среде расселительных фаз, которые чаще всего не питаются.

Эта чисто энергетическая функция хозяина особенно отчетливо проявляется в тех случаях, когда размножение паразитов осуществляется во внешней среде. Пресноводные инфузории Ichthyophthirius используют рыб лишь как пищевую среду. Завершившие свое развитие и накопившие достаточный энергетический потенциал инфузории покидают хозяина и во внешней среде приступают к агамному размножению, давая начало большому количеству непитающихся бродяжек. Последние и заражают новых хозяев.

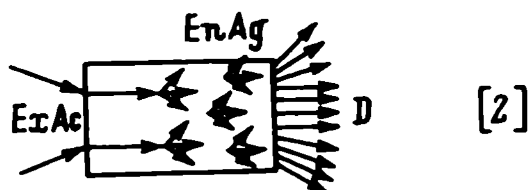
Среди многоклеточных паразитов подобные отношения с хозяином можно наблюдать у видов, для которых характерен ларвальный паразитизм. У наземных и пресноводных форм этот феномен получил довольно широкое распространение. Что же касается морских, то в типичном виде он обнаруживается у представителей типа Nematomorpha. Как и у пресноводных волосатиков, все энергетические ресурсы создаются во время развития личинок в животном-хозяине (у морских

видов это преимущественно ракообразные), тогда как взрослые свободноживущие стадии не питаются.

Внешние источники энергии используются паразитами, по-видимому, относительно редко. Способностью питаться вне хозяина обладают, например, личинки паразитических раков.

Выше уже отмечалось, что в большинстве случаев с хозяином связано и размножение паразитов. Паразито-хозяинная система генерирует усиленный (в полном соответствии с законом большого числа яиц – Догель, 1947) „сигнал" в виде большого количества инвазионных единиц (яиц, личинок и т. п), необходимых для заражения новых животных хозяев. Роль хозяина в этих процессах неоднозначна. В одних случаях он просто является носителем размножающихся паразитов, в других же к тому прибавляется и инкубационная функция – часть онтогенеза особей следующего поколения протекает на или в хозяине, так что во внешнюю среду поступают более зрелые и соответственно более устойчивые к воздействию факторов внешней среды стадии. И наконец, если хозяин достаточно подвижен, он берет на себя и функцию диссеминации инвазионного начала, обеспечивая широкое рассеивание паразитов в пространстве.

Второй из упоминавшихся выше вариантов, связан с присутствием в жизненном цикле паразита периода эндогенной агломерации (EnAg) в хозяине. „Продукция" размножающихся паразитов в этом случае предназначена не на „экспорт", а обеспечивает рост численности группировки паразитов в хозяине [2].



[2]

Природа подобных жизненных циклов может быть очень различна: от самых простых до самых сложных, характеризующихся сменой гетероморфных поколений. К первому типу относятся жизненные циклы большинства паразитических простейших: амеб, жгутиконосцев, инфузорий. Классическим примером могут служить инфузории из сем. Urceolariidae, широко встречающиеся на морских и пресноводных рыбах и беспозвоночных. Поселяясь на поверхности тела хозяина, или в редких случаях переходя к эндопаразитизму, триходины, урцеолярии и другие представители этого семейства размножаются агамным путем, так что численность паразитов может достигать очень больших величин. Только на одном щупальце рук лофофора брахиоподы Hemithiris psittacae, по нашим наблюдениям, может поселяться до 90-120 особей Urceolaria sp. Заражение новых животных-хозяев осуществляется вегетативными особями, которые способны отрываться от хозяина и некоторое время плавать в толще воды. Такая группировка паразитов может существовать на хозяине длительное время за счет постоянной смены агамных генераций, при этом часть особей экспортируется во внешнюю среду. Вряд ли, однако, она является клоном, так как возможность поступления особей с других хозяев достаточно высока.

Среди простейших же имеются виды, у которых эндогенная агломерация сопровождается закономерной сменой нескольких различающихся по своим морфологическим и биологическим особенностям генераций. Примеры подобного рода можно найти среди микроспоридий, книдоспоридий и, наконец, споровиков. Так, на литорали и сублиторали северных морей широкое распространение получили кокцидии рода Alveocystis – паразиты приапулид (Бельтенев, 1983). В кишечнике хозяина сначала сменяют друг друга несколько агамных генераций, а затем формируются гамонты. Последние дают начало гаметам. Образующиеся после копуляции ооцисты выводятся во внешнюю среду и по завершении спорогонии становятся инвазионными.

Для споровиков и многих других простейших такой однохозяинный жизненный цикл является первичным. Для Trematoda же это исключение из правил, имеющее вторичную природу. На литорали, там же, где реализуется жизненный

цикл кокцидии Alveocystis, в моллюсках Hydrobia ulvae поселяются трематоды Bunocotyle progenetica (Галактионов, Добровольский, 1987). Этот вид характеризуется максимально возможным сокращением путей циркуляции и весь его цикл осуществляется в моллюсках. В результате интенсивной эндогенной агломерации, включающей в себя смену двух поколений партенит и формирование особей гермафродитного поколения, моллюск заселяется значительным количеством паразитов, численность которых определяется возможностями организма хозяина. Инвазионное начало - яйца, продуцируемые половозрелыми маритами, аккумулируются в моллюске (эндогенная аккумуляция) и освобождаются только после его гибели.

Несмотря на иной характер событий, разыгрывающихся в организме хозяина, функции последнего остаются такими же как и в первом примере. Хозяин служит для паразитов единственным источником энергии. Правда, следует тут же оговориться, что в приведенном выше примере с Urceolaria sp. это утверждение не является бесспорным. Обильно слущивающийся эпителий при сильных заражениях рыб видами рода Trichodina, вероятно, может служить пищей для инфузорий. Что же касается видов рода Urceolaria, поселяющихся на беспозвоночных животных, то даже при очень сильных инвазиях они не вызывают серьезных повреждений эпидермиса хозяев. Скорее всего они используют экзогенные источники пищи, добывая ее из воды, омывающей тело хозяина. Строго говоря, такие виды должны рассматриваться не как истинные паразиты, а как эктокомменсалы (Шульман, Добровольский, 1977). Что же касается генерационной функции, то она заметно усиливается. Это достигается благодаря тому, что паразиты в результате эндогенной агломерации максимально полно используют возможности организма хозяина. Численность паразитов уже не зависит от количества инвазионных единиц, попавших в хозяина, а контролируется другими факторами (размеры хозяина, его физиологическое состояние, генетическая предрасположенность к заражению, наличие или отсутствие паразитов других видов и т. д.), суммарное действие которых в конечном счете определяет „паразитоемкость" данного конкретного организма.

Усиление генерационной функции часто достигается даже не за счет роста суммарной продуктивности группировки, а в результате того, что такие группировки приобретают черты беклемишевских микропопуляций (Беклемишев, 1970) и могут длительное время существовать, постоянно поставляя во внешнюю среду инвазионное начало. Пример с Bunocotyle progenetica в этом плане можно рассматривать как исключение. Репродуктивный потенциал партенит этого вида ограничен, так же как и сроки существования самой паразито-хозяинной системы. Причиной такого отклонения несомненно является необходимость выведения яиц во внешнюю среду, что невозможно без гибели хозяина (см. с. 209).

Достаточно отчетливо в обоих вариантах однохозяинных жизненных циклов проявляется еще одна функция животного-хозяина - резервуарная. Именно на хозяина ложится задача сохранения паразитов в биоценозе. Особенно ярко это проявляется у видов, для которых характерна эндогенная агломерация. Активно подвижные расселительные стадии паразитов (бродяжки инфузорий, онкомирацидии моногений и т. д.), как правило, характеризуются незначительными сроками жизни. Что же касается покоящихся стадий, то они, хотя и могут долго сохраняться во внешней среде (спорулировавшие ооцисты Alveocystis выживают в условиях эксперимента при 4 °C в течение 2-3 мес), предназначены для передачи инвазии новым хозяевам. Пролонгирование сроков существования таких стадий является компенсацией отсутствия активного поиска хозяина (Добровольский и др., 1983; Гинецинская, Добровольский, 1983; Галактионов, Добровольский, 1984, и др.). Конечно, в условиях Белого моря, где литораль зимой не промерзает, ооцисты Alveocystis могут переживать в грунте до весны. В течение зимних месяцев они являются единственными „представителями" популяции паразитов в данном биотопе, так как приапулиды, в том числе и зараженные, зимой мигрируют в верхнюю

сублитораль. Однако уже ранней весной возвращающиеся на литораль хозяева несут в себе эндогенные стадии развития паразитов, циркуляция которых в литоральном биоценозе возобновляется независимо от того, сохранились в нем ооциты или нет.

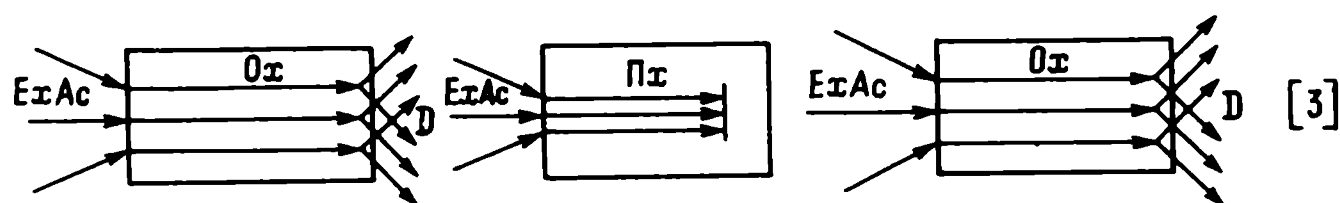
Подводя итог сказанному, следует подчеркнуть, что животное-хозяин в однохозяинных циклах берет на себя выполнение значительного количества функций, обеспечивающих существование паразита в биоценозе. Это, несомненно, проявление тенденции, отмеченной еще В.А. Догелем (1947), к сокращению связи паразитов с внешней средой (средой II порядка) и укреплению связей со средой 1 порядка (организмом животного-хозяина). Реализация этой тенденции имеет важные эволюционные последствия, ибо ведет к глубокой специализации паразита (одно из проявлений этого - сужение его специфичности) и в конечном счете к привязыванию паразита к экологической нише хозяина. Биологическая характеристика паразитов теперь уже во многом определяется биологическими особенностями их животных-хозяев.

Однако, как правило, прогрессивная эволюция любой группы организмов невозможна без расширения экологических ниш, занимаемых ее представителями. Решением этой проблемы для многих паразитов стало приобретение дву- и многохозяинных циклов развития (Добровольский, 1987). В такой многокомпонентной паразито-хозяинной системе неизбежной стала специализация и разделение функций животных-хозяев. Реализация этих процессов осуществлялась различными путями в разных группах паразитов.

Двухозяинные жизненные циклы получили наиболее широкое распространение. В большинстве своем они возникали в результате усложнения исходных однохозяинных циклов. Значительно реже мы сталкиваемся с их вторичным происхождением за счет сокращения треххозяинных циклов.

Функции окончательного и промежуточного хозяев исходно оказываются неодинаковыми и распределяются неравномерно. В наиболее примитивных случаях (некоторые нематоды из сем. Protostrongylidae) окончательный хозяин сохраняет свою полифункциональность, а роль промежуточного хозяина сводится только к энергетической „подкачке" расселительных стадий: личинки, вышедшие из яиц во внешней среде, проникают в моллюсков, частично развиваются в них (инкубационная функция) за счет энергии, поставляемой хозяином, а затем снова выходят во внешнюю среду, из которой уже и аккумулируются в окончательном хозяине.

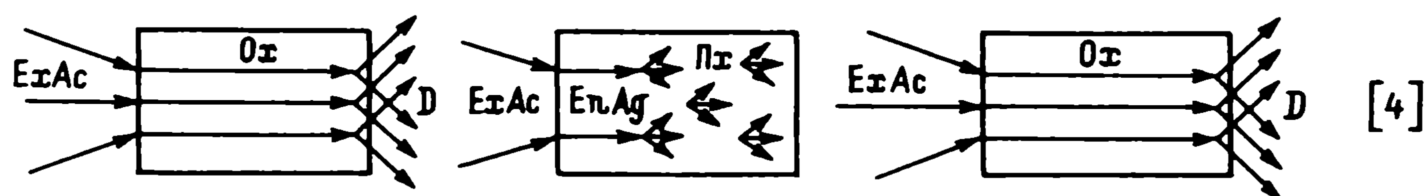
Дальнейшее становление феномена промежуточного хозяина было связано с расширением его функций. Чаще всего добавляется транзитная. Промежуточный хозяин (Пх) не только обеспечивает дополнительный приток энергии в жизненный цикл паразита и соответственно возможность прохождения им определенного отрезка онтогенетического пути, но и передачу паразита тем или иным способом (чаще всего путем контаминации) окончательному хозяину (Ох).



Примеры подобного рода можно найти среди нематод. Достаточно указать на представителей уже упоминавшегося рода Ascarophis (A. filiformis, A. morrhuae - Успенская, 1963) - паразитов тресковых рыб. В качестве промежуточных хозяев они используют бентических ракообразных, служащих пищей для окончательного хозяина. Сходными циклами обладает и большинство скребней, циркулирующих в морских экосистемах.

Дальнейшее расширение функций промежуточного хозяина связано с приобретением паразитами способности к эндогенной агломерации. Теперь энергетический потенциал промежуточного хозяина обеспечивает еще и дополнительное размножение паразита, увеличение его численности, что в свою очередь приводит к массирован-

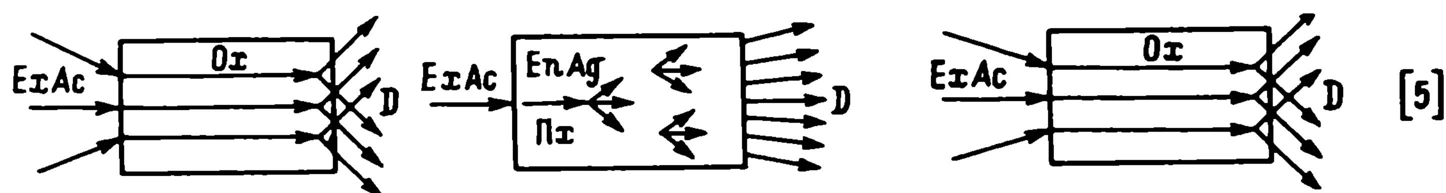
ному заражению окончательного хозяина. Классическим примером такого рода [4] может



служить Aggregata eberthi - морская кокцидия, паразитирующая в крабах рода Portunus и каракатицах. Половой процесс и спорогония целиком завершаются в кишечнике моллюсков, которые диссеминируют спорулировавшие ооцисты. Последними заражаются крабы. В их кишечнике осуществляется мерогония (эндогенная агломерация). Транзитная функция промежуточного хозяина реализуется при поедании инвазированных крабов каракатицами.

Сходные по своей феноменологии циклы вторично возникают у некоторых трематод (микрофаллиды группы „pygmaeus" - Галактионов, Добровольский, 1984), о которых подробнее будет сказано ниже.

Особое значение эндогенная агломерация в промежуточном хозяине приобретает в тех случаях, когда последний лишен транзитной функции [5], как это имеет место у ряда примитивных трематод. Энергетическая „подкачка" позволяет не только более успешно и надежно передать „сигнал" по цепочке дальше, но и усилить его за счет генерирования дополнительных „импульсов".



На литорали северных морей обычен вид Paramonostomum alveatum (сем. Notocotylidae) (Филимонова, 1985), мариты которого паразитируют в птицах. Этот окончательный хозяин, кроме обычных энергетической и генерационной функций, выполняет еще расселительную, так как именно он обеспечивает диссеминацию инвазионного начала во внешней среде. Последнее обстоятельство имеет важное значение, так как благодаря этому обеспечивается „перемешивание" генотипов в зоне воспроизводства вида паразита. Моллюски же энергетическую и генерационную функцию совмещают с резервуарной. Именно они в силу длительного сохранения микрогемипопуляций партенит становятся хранителями инвазии в конкретных биоценозах побережий северных морей после того, как птицы покидают места гнездовий. Выделяемые в большом количестве церкарии, как и у многих других нотокотилид, инцистируются во внешней среде практически на любом субстрате.

Широко распространены паразиты с трехзяинными жизненными циклами. Природа и пути становления этих циклов зачастую весьма различны. Тем не менее они характеризуются и некоторыми общими чертами.

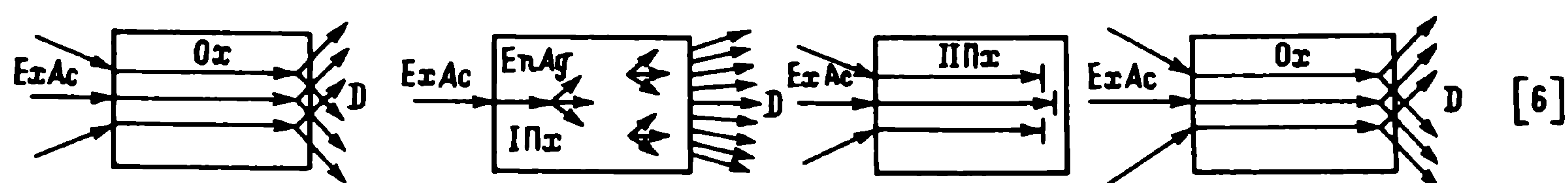
Наименее специализированные трехзяинные циклы факультативны. Включающийся в них третий хозяин поначалу берет на себя чисто транзитные функции. Его назначение - закрыть экологическую лакуну между промежуточными и окончательным хозяевами, как это имеет место, например, в жизненных циклах скребней рода Corynosoma. Как и у остальных представителей типа Acanthocephala, личиночные фазы коринозом развиваются в ракообразных (бокоплавы рода Pontoporea), а половозрелые в тюленях. Экологически оба хозяина не связаны друг с другом, и второй промежуточный хозяин - рыбы, питающиеся бентическими гаммаридами - становится звеном в трофической цепи, по которой передается паразит. Никакого дополнительного развития личинки в рыбах не претерпевают, так как инвазионность они приобретают еще в первом промежуточном хозяине. Поэтому энергетические потребности их весьма ограничены: паразит использует лишь то количество энергии, которое позволяет ему переживать в хозяине состояние морфогенетического покоя длительное время.

Иной характер отношений со вторым промежуточным хозяином складывается у цестод с трехзяинным жизненным циклом (многие Pseudophyllidea, отр. Trypanorhyncha и др.). Второй промежуточный хозяин утрачивает пассивную роль носителя паразита и к чисто транзитной функции добавляется еще и инкубационная. На время пребывания во втором промежуточном хозяине смещается довольно значительный объем морфогенетических преобразований. Онтогенез становится дробным и разбивается на ряд чередующихся отрезков морфогенетической активности и морфогенетического покоя (Галактионов, Добровольский, 1987). Естественно, что приобретение способности к развитию во втором промежуточном хозяине сопровождалось возрастанием энергетической нагрузки на него.

Усложнение путей циркуляции паразитов во внешней среде позволяло включать в их жизненные циклы новых животных-хозяев и связывать их в единые цепочки. Это увеличивало возможности идиоадаптивной радиации паразитов. Однако эти же процессы приводили и к увеличению потерь при передаче паразитарного начала от одного звена к другому. Соответственно такие циклы могли реализоваться и длительное время существовать лишь в рамках относительно стабильных экосистем с устойчивыми трофическими связями (море и пресноводные водоемы). Еще большее значение, чем во всех предыдущих случаях приобретал „закон большого числа яиц", проявление которого выражалось в увеличении плодовитости размножающейся фазы (высокая плодовитость псевдофиллидных цестод стала классическим примером учебной литературы).

Сказанное делает понятным, почему трехзяинные циклы такого типа не получили очень широкого распространения. Более того, как показывает пример тех же ленточных червей, биологически более выгодным оказалось вторичное сокращение цикла и переход к двухозяйности. Именно на этот путь стали представители наиболее специализированного и прогрессивного отр. Cyclophyllidea, у которых сохраняется единственный промежуточный хозяин. Сокращение жизненного цикла вместе с утратой свободно плавающей расселительной стадии (корацидия) позволило циклофиллидам освоить самые разные экосистемы, в том числе и наземные. Крайне показательно в этом отношении и появление циклофиллид на литорали (сем. Hymenolepididae, Dilepididae - Успенская, 1963). Здесь в качестве промежуточных хозяев они используют различные виды литоральных беспозвоночных (преимущественно ракообразных), а в роли окончательных хозяев чаще всего выступают птицы.

Тем не менее, у трематод трехзяинные жизненные циклы становятся самыми распространенными и реализуются в самых разных экосистемах, в том числе и на литорали, и на суше. Объяснение этому, на наш взгляд, нужно искать в самой природе цикла дигенетических сосальщиков, который представляет собой смену нескольких поколений (а не один усложненный онтогенез) [6]. Особи каждого из этих поколений достаточно интенсивно размножаются, причем судьба отрождаемого потомства оказывается различной.



В окончательном хозяине, в котором паразитируют мариты, эндогенная агломерация отсутствует. Продуцируемые гермафродитными особями яйца поступают во внешнюю среду. В моллюсках же, которые заражаются в результате экзогенной аккумуляции, осуществляется эндогенная агломерация, что приводит к формированию микрогемипопуляции партенит. Суммарная продуктивность партенит, предназначенная для эмиссии во внешнюю среду, огромна (Гинецинская, 1968), что обеспечивает успешное завершение оставшей-

ся двучленной части цикла: второй промежуточный хозяин – метацеркария и окончательный хозяин – марита. На наш взгляд, именно это обстоятельство (усиление паразитарного сигнала) обусловило стабилизацию треххозяинных жизненных циклов трематод и соответственно их крайне широкое распространение. Значительно возрастает роль моллюсков в энергетическом балансе жизненного цикла трематод. Моллюски не только снабжают энергией развивающихся и размножающихся внутри них партенит, но и создают энергетическое обеспечение акта передачи инвазионного начала ко второму промежуточному хозяину. Огромное количество энергии при этом рассеивается во внешней среде в процессе элиминации личинок, но оставшейся части энергетического потока оказывается достаточно для поддержания цикла в экосистеме, тем более что соответствующий вклад делается и вторым промежуточным хозяином. Иногда эта роль последнего настолько велика, что становится возможным прогенетическое развитие метацеркарий.

Но даже и такой совершенный жизненный цикл не обеспечивает стабильного существования трематод в неустойчивых экосистемах. Выше уже говорилось, что виды с треххозяинными циклами встречаются на литорали. Однако широкого распространения они там все-таки не получают. Как и у цестод, в этих биотопах наблюдается тенденция к сокращению циклов за счет выпадения второго промежуточного хозяина (микрофаллиды группы „pygmaeus"), а иногда и окончательного хозяина (см. выше). Сокращение путей циркуляции паразитов приводит к их автономизации от внешней среды, что в условиях „экологического ада" литорали оказывается более выгодным (Галактионов, 1987).

Во вторично сокращенных двухозяинных циклах иначе распределяются функции хозяев. Окончательными хозяевами микрофаллид группы „pygmaeus" служат птицы, преимущественно питающиеся на литорали. Литоральные моллюски рода Littorina используются в роли промежуточного хозяина. В результате ограниченной эндогенной агломерации в них формируется группировка партенит, которая производит личинок, превращающихся в метацеркарий прямо в моллюске (совмещение роли I и II промежуточных хозяев). Энергетическая и генерационная функции моллюска в этом случае не вызывают сомнений, а вот усиления паразитарного „сигнала" не происходит. Функциональной единицей, обеспечивающей возможность продолжения цикла, становится не одна личинка (церкария), а вся совокупность последних, находящихся в моллюске. Число же зараженных моллюсков равно (или меньше в силу естественной элиминации) числу мирацидиев, продолживших свое развитие. Зато моллюск приобретает еще и транзитную функцию – заражение окончательного хозяина происходит при поедании инвазированных особей. Сохраняют за собой моллюски и резервуарную функцию, так как именно они обеспечивают присутствие паразитов в конкретном биотопе длительное время.

Говоря об особенностях функционирования сложных паразито-хозяинных систем следует коснуться еще одного важного вопроса. У большинства паразитических организмов жизненный цикл (цикл развития, биологический цикл и т. д) совпадает по своим границам с онтогенезом. Это относится и к моногенеям, и к большинству цестод, и к нематодам, и к паразитическим ракам и моллюскам. Завершается этот цикл размножением, которое в большинстве случаев может рассматриваться как панмиксия.

Иная картина наблюдается в таких группах, как споровики, трематоды и ряд цестод из отр. Cyclophyllidea, у которых амфимиксис закономерно чередуется с периодами тиражирования генетических копий (разные виды агамного размножения или диплоидный партеногенез). Биологическое значение этих двух этапов различно у разных форм. В наиболее простых случаях (Sporozoa), как уже говорилось выше, агамное размножение ведет лишь к более полному использованию организма хозяина, что же касается полового

процесса, то аутбридинг оказывается возможным лишь при заражении хозяина двумя или более ооцистами, относящимися к разным генетическим линиям. По-видимому, чаще имеет место инбридинг, который однако у гаплонтов с зиготической редукцией оставляет достаточно возможностей для рекомбинантной изменчивости.

Альтернативная картина наблюдается у наиболее специализированных трематод, относящихся к сем. Microphallidae (группа видов „pygmaeus"). В моллюсках в результате партеногенетического размножения партенит накапливается огромное количество метацеркарий, которые обладают идентичным генотипом. Такие „наборы" генетических копий длительное время сохраняются в популяциях моллюсков. Иначе складываются отношения в популяции окончательного хозяина – птицах. Группировка марит, формирующаяся в каждом отдельном хозяине, характеризуется большой подвижностью и генетической гетерогенностью. Это обусловлено двумя факторами. Во-первых, птицы легко перемещаются с одного места на другое и заражаются, поедая моллюсков из разных точек, иногда удаленных друг от друга на значительное расстояние. Во-вторых, жизнь марит в гагах ограничена сроком, не превышающим две недели, что приводит к быстрой смене червей в кишечнике. Все это делает возможной панмиксию паразитов не только в границах ареала зараженной популяции литторин, но и за ее пределами. Поясним это конкретным примером. Гаги, зимующие у северного побережья Кольского п-ова, гнездятся на островах Новой Земли и о-ве Вайгач. И в том, и в другом районе существуют устойчивые очаги заражения моллюсков микрофаллидами группы „pygmaeus". Расстояние между указанными точками птицы покрывают во время перелета за 3-4 дня. Это меньше предельных сроков жизни марит, которые таким образом легко переносятся птицами из одного района в другой. По сути дела, Кольский и Ново-Земельский очаги заражения литторин представляют собой два участка ареала одной популяции микрофаллид, связь между которыми поддерживается окончательным хозяином, обеспечивающим панмиксию паразитов в пределах этой огромной территории.

Животные-хозяева принимают активное участие в формировании генотипической структуры популяции паразитов, однако роль их различна. Малоподвижные моллюски обеспечивают тиражирование и длительное сохранение большого количества генетических копий в разных участках ареала популяции паразитов, а подвижные окончательные хозяева (в рассмотренном примере – птицы) поддерживают высокий уровень рекомбинантной изменчивости в пределах всего ареала.

Приведенный выше анализ закономерностей функционирования жизненных циклов паразитов как целостных систем отражает лишь один из аспектов проблемы включения паразитических организмов в экосистемы. Жизненный цикл каждого конкретного вида обладает своей, характерной только для него пространственно-временной структурой (Галактионов, Добровольский, 1984; Добровольский, 1987). Реализация жизненных циклов – сложный процесс, протекающий в конкретной экологической обстановке, в определенном временно́м интервале и в определенном достаточно четко структурированном пространстве.

Говоря о временных характеристиках, мы имеем в виду в первую очередь последовательность событий, связанных с реализацией цикла, а о том, что такая последовательность реально существует, свидетельствуют данные о сезонной динамике зараженности животных-хозяев самыми разными паразитами (Догель, 1947). Нужно, однако, помнить, что меняется не только количество паразитов в популяции, но и фазовый состав популяции. Эта динамика определяется причинами двоякого рода. Прежде всего в ее основе лежат биологические особенности самих паразитов: последовательность сменяющих друг друга фаз, сроки их развития, продолжительность переживания как во внешней среде, так и в животных-хозяевах и т. д. Немалую роль играют

и особенности биологии хозяев: чередование периодов активности и покоя, характер и сроки совершаемых миграций, подвижность и т. д. Все это приводит к тому, что в том или ином биотопе в определенный отрезок времени могут присутствовать одни и отсутствовать другие фазы развития паразитов. Картина эта была бы достаточно четкой, если бы развитие отдельных фаз и сроки их существования были жестко синхронизированы. Однако это не так. Временной интервал, в рамках которого реализуется жизненный цикл конкретных особей одного вида, может быть достаточно велик. Нижний его предел определяется максимальной скоростью развития отдельных стадий при условии, что переход от одной стадии к другой совершается практически без задержки. Верхний же - максимально возможными сроками переживания этих стадий во внешней среде и в организме хозяина. Так как в пределах одного биотопа микробиотопические различия могут быть весьма существенными, то и скорость реализации цикла в двух соседних точках может оказаться разной. Это усложняет общую картину динамики состава популяции паразитов во времени, но не нарушает общей тенденции. Последняя, как правило, достаточно четко выражена (Галактионов, Добровольский, 1984; Русанов, Галактионов, 1984, и др.).

Временные изменения структуры популяции паразитов теснейшим образом связаны с изменениями ее пространственной структуры. Пространство, в пределах которого протекает жизненный цикл тех или иных паразитов, может быть различно. И здесь решающую роль играют два фактора: во-первых, количество хозяев, используемых данным видом, во-вторых, их подвижность. В случае, если паразит использует нескольких хозяев, границы определяет самый активный и подвижный.

Четкая приуроченность к небольшому и строго ограниченному пространству характерна прежде всего для паразитов с однохозяинными циклами и малоподвижными или вообще неподвижными хозяевами. Примером может служить заражение брахиопод Hemithyris psittacea инфузориями Urceolaria sp. В Чупинской губе Кандалакшского залива Белого моря существуют два локальных поселения брахиопод, удаленных друг от друга на расстояние около 3 км. Площадь каждого из поселений не превышает нескольких квадратных метров. Наблюдения над этими поселениями, проводившиеся с 1984 г., показали, что одно из них устойчиво заражено инфузориями. При 100%-ной экстенсивности инвазии интенсивность колеблется от нескольких сотен до нескольких тысяч паразитов. Все это свидетельствует о высокой эффективности процессов, обеспечивающих существование популяции паразитов. Во втором же поселении за все годы наблюдений не удалось обнаружить ни одного зараженного хозяина.

Не менее строгая локальность заражения характерна и для трематоды Bunocotyle progenetica с однохозяинным жизненным циклом. Очаги заражения этим видом моллюсков Hydrobia ulvae уже на протяжении 4 лет приурочены к одним и тем же литоральным ваннам, площадь которых не превышает 1-2 $м^2$.

Иная картина наблюдается у паразитов, которые используют подвижных животных-хозяев, способных перемещаться на значительные расстояния. Ограничимся лишь упоминанием приводящегося ранее примера с микрофаллидами группы „pygmaeus" жизненные циклы которых реализуются на огромных территориях.

10.2. Взаимоотношения между паразитом и хозяином на популяционном уровне

Влияние паразитов на популяции хозяев есть отражение характера взаимоотношений между паразитом и хозяином на организменном уровне. По В.А. Догелю (1947), паразит может оказывать на хозяина механическое и

токсическое воздействие, отнимать у него вещества, необходимые для нормальной жизнедеятельности, а также открывать пути для проникновения внутрь организма хозяина патогенных микробов и вирусов. При всех достоинствах приведенной классификации все же приходится констатировать, что она не вполне применима как вспомогательный инструмент для популяционных исследований. С этой целью нам представляется более обоснованной группировка воздействий, которые оказывает паразит на хозяина, на основании их чисто внешнего проявления при полном абстрагировании от внутренних механизмов. Иными словами, нас интересует только конечный результат: что происходит с хозяином, инвазированным с такой-то интенсивностью тем или иным паразитом. При таком подходе удается вычленить пять больших групп паразитарных воздействий.

Воздействия, в норме приводящие к гибели хозяина. Паразито-хозяинные системы, как явствует из определения паразитизма (Догель, 1947; Шульман, Добровольский, 1977; Контримавичус, 1982б), - суть системы с антагонистическим характером взаимоотношений между составляющими их компонентами. Однако степень этого антагонизма может быть различной и обусловливается рядом причин. В первую очередь она зависит от особенностей жизненных циклов паразитов. Для некоторых из них смерть или болезнь хозяина - необходимое, либо желательное условие для перехода на следующую фазу. Примером может служить миксоспоридия Myxosoma cerebralis, споры которой формируются в плазмодиях, паразитирующих в хрящевой ткани и вызывающих заболевание лососевых рыб - вертеж. Освобождение спор происходит только при смерти хозяина и разложении его тканей. Не менее известные примеры - лигулез рыб и эхинококкоз млекопитающих - иллюстрируют случаи, когда ослабление промежуточных хозяев делает их легкой добычей для окончательных: в первом случае чаек, во втором - волков и других хищников.

Воздействия, приводящие к гибели хозяина при нарушении баланса в паразито-хозяинной системе. Для большинства паразитов гибель хозяина „невыгодна", так как приводит к их собственной элиминации, а следовательно, и к сокращению репродуктивного периода или невозможности продолжения жизненного цикла, если речь идет о промежуточном хозяине. Заражение такими паразитами в норме не вызывает значительных расстройств в жизнедеятельности хозяев. Однако при сильной интенсивности инвазии характер патогенеза обостряется и может приводить к гибели хозяина. Последнее имеет место при вспышках эпизоотий, возникновение которых обусловливается изменениями в силу естественных или искусственных (антропогенных) причин, экологической обстановки. Часто подобная картина наблюдается при резком увеличении численности животных-хозяев. При этом, как отмечает В.Л. Контримавичус (1982а), если речь идет о естественных экосистемах, повышение смертности хозяев из-за паразитарных болезней вскоре стабилизирует их численность на определенном для данных экологических условий уровне. По-иному протекают эпизоотии на организованных человеком фермах, в том числе и морских. Здесь на очень ограниченной территории создаются такие численности животных, которые никогда не встречаются в диких популяциях. Поэтому механизмы, стабилизирующие взаимоотношения между паразитами и хозяевами в естественной обстановке, не срабатывают, что приводит к вымиранию культивируемого стада при отсутствии соответствующей ветеринарной помощи (Контримавичус, 1982а).

Воздействия, изменяющие резистентность хозяина по отношению к факторам внешней среды. Это - широко распространенная, но пока еще мало исследованная группа паразитарных воздействий. Наиболее отчетливо они выявляются у животных, обитающих в биоценозах с экстремальной экологической обстановкой, например в условиях морской литорали. Для литоральных мол-

люсков рода Ilyanassa экспериментально показано, что выживание особей, зараженных партенитами трематод, при воздействии высоких и низких температур, выходящих за пределы зоны толерантности, почти в 2 раза меньше, чем незараженных (Vernberg, Vernberg, 1963; Tallmark, Norrgren, 1976). Аналогичные сведения имеются и для представителей родов Hydrobia и Littorina (Чубрик, 1966; Галактионов, 1982) - массовых гастропод литорали северных морей. В опытах с беломорскими моллюсками Hydrobia ulvae, Littorina obtusata и L. saxatilis было обнаружено, что экземпляры, инвазированные партенитами трематод, обладают пониженной устойчивостью к экстремальным изменениям солености и переживают в пресной воде в два раза более короткий срок, чем незараженные (Бергер, 1976; Сергиевский и др., 1986).

В то же время в литературе описываются факты, противоречащие только что изложенным. В опытах с тем же видов моллюсков, с которым работали Вернберги (Vernberg, Vernberg, 1963) - Ilyanassa obsoleta - было показано, что выживаемость особей, зараженных партенитами трематод, при температурном стрессе выше, чем у стерильных (Riel, 1975). Моллюски Cardium edule, содержащие 1-4 метацеркарии Himasthla elongata или Renicola roscovita, лучше переживают перевод в воду с пониженной соленостью, чем незараженные (Lauckner, 1983). При интенсивном заражении наблюдается иная картина. Объяснить эти данные в настоящее время затруднительно, так как механизмы паразитарного воздействия на организм хозяина пока остаются во многом непонятными. Возможно, характер влияния паразита определяется и физиологическим состоянием хозяина.

Воздействия, приводящие к паразитарной кастрации хозяина. Один из важнейших эффектов паразитизма - уменьшение репродукционных возможностей хозяина или его полная стерилизация в результате паразитарной кастрации. Этот феномен расценивается как стратегия паразитов, направленная на обеспечение им лучших условий для выживания в организме хозяина (Baudoin, 1975). Действительно, паразитарная кастрация уменьшает или исключает репродуктивные усилия хозяев, что приводит к повышению их выживаемости, скорости роста энергетического потенциала.

Наиболее подробно это явление исследовано у моллюсков, инвазированных партенитами трематод. Известным американским ученым Т.С. Ченгом и его учениками (Sullivan et al., 1985) предложено различать первичные и вторичные механизмы, ответственные за паразитарную кастрацию моллюсков. К первым относятся воздействия на гонаду как механической (питание паразита генеративными клетками, некроз тканей гонады из-за давления, оказываемого растущим паразитом), так и химической природы (литическое, токсическое через ингибирование метаболизма, эндокринологический антагонизм). В последнем случае влияние может осуществляться или непосредственно на гонаду, или путем введения определенных соединений в гемолимфу хозяина. Так, в экспериментах на изолированных семенниках морских моллюсков Ilyanassa obsoleta было показано, что добавление экстракта из дочерних спороцист Zoogonus lasius вызывает торможение сперматогенеза, которое отчетливо выявлялось по уменьшению включения меченого тимидина (Pearson, Cheng, 1985).

Под вторичными механизмами подразумевается комплекс воздействий на физиологию хозяина, которые непосредственно влияют на его репродукцию: нарушение нейросекреции, блокада снабжения гемолимфой, эффект голодания и т. п. Нам представляется, что предложенная классификация вполне применима, хотя бы в общих чертах, не только к моллюскам, но и к другим группам животных-хозяев.

Воздействия, приводящие к изменению в поведении хозяина. До недавнего времени подобное влияние паразита на хозяина считалось весьма редким.

Новые факты, появившиеся в литературе (см. обзор Moore, 1984), заставляют пересмотреть эту точку зрения. Создается впечатление, что по крайней мере у промежуточных хозяев трематод и скребней под влиянием инвазии часто наблюдаются нарушения поведенческих реакций. Притом нарушения эти такого рода, что повышают вероятность передачи инвазионного начала окончательному, либо, реже, второму промежуточному хозяевам (Bethel, Holms, 1977; Moore, 1984; Curtis, 1987, и др.). Положение это не бесспорно. Для ряда литоральных моллюсков показано, что заражение партенитами трематод препятствует их сезонным миграциям на нижние горизонты осушной зоны (Sinderman,1960; Sinderman, Farrin, 1962; James, 1968; Tal-'lmark, Norrgren, 1976, и др). Однако в большинстве случаев остается неясным, насколько это биологически выгодно для паразитов.

Воздействия паразитов, приводящие к изменению поведенческих реакций хозяев, могут носить неспецифический и специфический характер. В первом случае речь идет о таких модификациях в поведении хозяев, которые возникают при прямом поражении паразитами органов, связанных с движением, питанием, дыханием и т. п. По данным Бартоли (Bartoli, 1976-1978), при сильной инвазии метацеркариями Gymnophallus fossarum у морских моллюсков Venerupis aurea затрудняется подвижность сифонов. Это вынуждает принимать их такое положение, при котором над поверхностью грунта оказывается открытая вентральная часть раковины. Такие моллюски становятся легкой добычей кулика-сороки - окончательного хозяина паразитов. К сходным последствиям приводит заражение двустворчатого моллюска Cardium edule метацеркариями Himasthla elongata (Lauckner, 1983). Личинки локализуются в ноге и при высокой интенсивности инвазии практически вытесняют мышечную ткань. Вследствие этого моллюски теряют способность зарываться в грунт, остаются во время отлива на поверхности песка и, естественно, становятся легкодоступными для окончательных хозяев - морских птиц. Сходное поведение демонстрируют и моллюски Macoma baltica, зараженные партенитами и метацеркариями Parvatrema affiinis.

Иначе обстоит дело при специфическом воздействии. Здесь мы сталкиваемся с целенаправленным влиянием паразита на нервную систему хозяев. Оно может осуществляться чисто механически, либо с помощью индуцируемых паразитом стимулов химической природы. Примером специфического воздействия является изменение поведения муравьев, зараженных метацеркариями Dicrocoelium dendriticum. К этой же категории можно отнести и взаимоотношения между морскими моллюсками Ilyanassa obsoleta и партенитами Gynaecotyla adunca (Curtis, 1987). Зараженные моллюски во время прилива выползают к урезу воды. Здесь происходит эмиссия церкарий, которые внедряются во вторых промежуточных хозяев - амфипод и манящего краба. Эти животные обитают в супралиторали и не встречаются на нижних горизонтах осушной зоны, где в норме локализуются моллюски I. obsoleta. По данным Эллю (Helluy, 1982, 1983), при внедрении церкарий Microphallus papillorobustus в организм второго промежуточного хозяина - гаммаруса - одна личинка проникает в церебральный ганглий, где и инцистируется. У гаммарусов, в головном мозгу которых содержится зрелая метацеркария M. papillorobustus, нарушается система поведенческих реакций: фототаксис становится строго положительным, знак геотаксиса изменяется с положительного на отрицательный, разлаживаются механизмы ответа на внешние раздражители. В результате такой рачок оказывается в поверхностном слое воды, т. е. в стации, не свойственной гаммаридам, где вероятность его поедания птицами - окончательными хозяевами M. papillorobustus - велика. Подчеркнем, что изменения в поведении гаммарусов происходят только после того, как созреет церебральная метацеркария, что биологически выгодно для паразита.

К разряду специфических воздействий относятся и многочисленные случаи модификации поведения ракообразных и насекомых – промежуточных хозяев скребней. У видов Corynosoma constrictum, Polymorphus paradoxus и P. minutus окончательными хозяевами служат утки, которые питаются беспозвоночными, плавающими у поверхности воды. Личинки этих видов так изменяют поведение промежуточных хозяев – амфипод, что они начинают двигаться на свет (смена знака фототаксиса) и держатся у поверхности воды, хотя и относятся к группе бентических ракообразных (Bethel, Holmes, 1977; Moore 1984). Рачки Gammarus lacustris, зараженные акантеллами скребней Polymorphus marilis, также изменяют знак фототаксиса с отрицательного на положительный и выплывают на хорошо освещенные участки дна, но на поверхность водоема не поднимаются (Moore, 1984). Это способствует успешному завершению жизненного цикла P. marilis, так как в роли окончательного хозяина у него выступают нырковые утки, питающиеся придонными беспозвоночными. Если окончательный хозяин – рыбы, как это имеет место у скребней Pomphorhynchus laevis, Acanthocephalus dirus и A. jacksoni, то изменения в поведении рачков, зараженных личинками перечисленных паразитов, оказываются такого рода, что они становятся более активными и большую часть времени держатся в открытой воде, а не на грунте или в зарослях водорослей (Moore, 1984). Таким образом, вероятность их поедания рыбами значительно увеличивается.

В заключение отметим, что лигулез и эхинококкоз, приводимые нами в качестве примеров паразитарного воздействия, в норме обусловливающего гибель хозяев, можно трактовать и как неспецифические воздействия, модифицирующие их поведение. Эти примеры демонстрируют нам начальный этап становления феномена изменения поведения хозяев в ходе эволюции паразито-хозяинных систем. Его возникновение скорее всего связано с такими событиями, когда тяжелая болезнь промежуточного хозяина вследствие паразитарной инвазии случайно оказывалась полезной для распространения паразита, так как делала ослабленное животное легкой добычей для окончательного хозяина-хищника. Специфичность паразита к последним должна была быть достаточно широкой, ибо в противном случае вероятность его попадания в нужный вид хищника была бы минимальна. При таких условиях модифицирующий поведение хозяев паразитарный патогенез вряд ли бы закрепился естественным отбором, тем более что генеральная линия эволюции паразито-хозяинных систем направлена на сглаживание антагонизма между составляющими их компонентами. На основе неспецифического влияния происходило, в разных группых независимо, формирование более тонких механизмов воздействия на поведение хозяев. Их становление, с одной стороны, связано с необходимостью облегчить передачу инвазионного начала от промежуточного хозяина к окончательному (редко – ко второму промежуточному) при условии, что специфичность к последнему достаточно узка. С другой стороны, быстрая гибель хозяина, даже сопровождающаяся полезными для паразита модификациями в поведении, – далеко не самый оптимальный вариант для успешной циркуляции паразита в природе. Действительно, промежуточный хозяин, вместе с личинками паразита, может погибнуть раньше, чем встретится с хищником – окончательным хозяином. Наиболее благоприятно для паразита длительное существование промежуточного хозяина, изменившего свое поведение таким образом, что он локализуется в биотопе, где вероятность его встречи с окончательным хозяином максимальна. Именно к таким модификациям приводят специфические паразитарные воздействия, обнаруженные у высших трематод и скребней.

Непосредственно переходя к рассмотрению взаимоотношений между паразитами и хозяевами на популяционном уровне, приходится констатировать, что работ в этом направлении, особенно если речь идет о морских экосистемах, выполнено крайне мало. Поэтому ниже мы поневоле будем оперировать

в основном оригинальными данными и материалами группы С.О. Сергиевского (Сергиевский, 1985; Сергиевский и др., 1984, 1986; Гранович и др., 1987), полученными при многолетнем исследовании паразито-хозяинной системы партениты трематод-моллюски рода Littorina на литорали Баренцева и Белого морей.

10.3. Воздействие паразитов на демографические параметры популяций хозяев

Возрастная структура. Одно из правил экологической паразитологии гласит, что зараженность хозяев увеличивается с возрастом (Догель, 1947). Это вполне понятно, так как чем дольше животное живет, тем больше вероятность попадания в него инвазионного начала. Однако еще В.А. Догель (1947) указывал, что имеются паразиты, характерные только для определенных возрастных групп хозяев. Причины специфичны в каждом конкретном случае. Среди них можно выделить смену объектов питания хозяина с возрастом, повышение или, наоборот, понижение с возрастом резистентности к заражению тем или иным паразитом, возрастные изменения в поведении и т. п. Факты такого рода накапливаются и по морским беспозвоночным (см. обзор Sousa, 1983). Для моллюсков Littorina littorea северной части Балтийского моря показано, что зараженность партенитами трематод Cryptocotyle lingua максимальна у самых крупных экземпляров, Himasthla elongata – у крупных и средних, Renicola roscovita, Microphallus pygmaeus и Podocotyle atomon – у средних и мелких (Lauckner, 1983). Джеймс (James, 1968) отмечал, что зараженность Littorina saxatilis практически всеми изученными им видами партенит трематод (более 20) возрастает с увеличением размеров (возраста) моллюсков. Исключение составляют виды Parvatrema homoeotecnum, Cercaria littorina saxatilis I и Microphallus pygmaeus forma B, которые встречаются только в ювенильных экземплярах L. saxatilis.

Паразитирование партенит трематод в моллюсках сопровождается как снижением резистентности хозяина к воздействиям факторов внешней среды, так и нарушением баланса в паразито-хозяинной системе. Поэтому при заражении популяций моллюсков тем или иным видом паразитов происходит элиминация определенных возрастных классов, что приводит к деформации возрастной структуры. В некоторых случаях наблюдаются даже эффекты „нулевого" и „отрицательного" роста, наглядно продемонстрированные на популяциях литоральных гастропод Littorina littorea Балтийского моря (Lauckner, 1987). Весной кривая размерно-частотного распределения моллюсков имеет три пика: первый, самый большой, соответствует впервые приступающим к размножению особям (1-я группа), второй и третий – более старшим возрастным когортам (2-я и 3-я группы). Моллюски, относящиеся к последним, заражены партенитами трематод (инвазированы летом-осенью предыдущего года), а 1-й группы – стерильны. После окончания периода размножения и они становятся восприимчивыми к инвазии. При этом более крупные особи 1-й группы, завершившие репродукционный период раньше, чем мелкие, первыми начинают заражаться и соответственно первыми погибают. В результате средний размер моллюсков в 1 группе летом понижается и становится меньше того, который был весной – эффект „отрицательного" роста. Летом же гибнут те моллюски 2-й и 3-й групп, которые были заражены еще весной, а оставшиеся инвазируются. Осенью погибает большинство литторин старших возрастных групп и многие крупные и средние особи 1-й группы, т. е. практически

вся зараженная часть популяции. В результате график размерно-частотного распределения становится унимодальным, а средний размер моллюсков такой же, или немного превышает тот, который был характерен весной для 1-й группы. Этот эффект „нулевого" роста популяции L. littorea в течение сезона полностью определяется прессом паразитов.

На Баренцевом и Белом морях в большинстве популяций Littorina saxatilis и L. obtusata основу заражения составляют микрофаллиды группы „pygmaeus" (Галактионов, Добровольский, 1984). Под этим названием объединяются 4 близкородственных вида рода Microphallus, в жизненных циклах которых отсутствует второй промежуточный хозяин, а метацеркарии созревают внутри дочерних спороцист. В беломорских популяциях L. saxatilis и L. obtusata зараженность микрофаллидами группы „pygmaeus" равномерно нарастает в младших возрастных классах, стабилизируется в средних и резко снижается в старших (Сергиевский, 1985; Гранович и др., 1987). Падение зараженности связано с избирательной элиминацией инвазированных особей вследствие понижения их резистентности к неблагоприятным внешним воздействиям и изменения поведения зараженных особей, которое делает их легкодоступными для поедания птицами (см. ниже). Описанная возрастная динамика зараженности наблюдается только в популяциях, сильно инвазированных микрофаллидами группы „pygmaeus". В отличие от возрастной структуры, присущей популяциям с малой зараженностью, здесь увеличивается доля молодых особей. В сообществах с низким общим уровнем заражения экстенсивность инвазии литторин разных возрастов либо примерно одинакова, либо имеет тенденцию к увеличению в старших возрастных классах. В этом случае действие двух процессов - постоянное дозаражение моллюсков и элиминация инвазированных особей - уравновешены.

В тех же беломорских популяциях литторин экстенсивность инвазии трематодами, в жизненном цикле которых имеется фаза свободной церкарии (Podocotyle atomon, Notocotylus sp., Renicola sp., Himasthla sp., Cryptocotyle lingua и Microphallus sp.), равномерно увеличивается с возрастом моллюсков (Сергиевский, 1985; Гранович и др., 1987). Авторы предполагают, что разная возрастная структура зараженности для видов с двумя типами жизненных циклов - со вторичной дисперсией инвазионного начала и без нее - результат действия регуляторных механизмов, обеспечивающих сбалансированность систем паразит-хозяин на популяционном уровне. Для видов, у которых имеет место эмиссия церкарий, биологически выгодно длительное существование хозяина, так как оно обеспечивает для паразита большие значения суммарной продукции личинок. В то же время для микрофаллид группы „pygmaeus" наиболее благоприятно скорейшее поедание моллюска, содержащего спороцисты со зрелыми метацеркариями, окончательным хозяином, что обеспечивается благодаря модифицирующему воздействию паразитов на поведение литторин.

При всей логичности приведенных построений, они, на наш взгляд, не подкреплены в достаточной степени фактическим материалом. Авторы (Сергиевский, 1985; Гранович и др., 1987) анализируют обобщенную зараженность трематодами, в жизненном цикле которых имеется вторая фаза дисперсии инвазионного начала. Однако, как следует из процитированных выше работ (Догель, 1947; Lauckner, 1980, 1983; Sousa, 1983, и др.), возрастная динамика зараженности паразитами, в том числе и партенитами трематод, видоспецифична. Выделение закономерностей только на суммарных для 6 видов трематод данных представляется не вполне корректным. Тем более не обоснована, на наш взгляд, попытка авторов (Гранович и др., 1987) распространить их на другие паразито-хозяинные системы.

<u>Соотношение полов</u>. Значение этого параметра популяций хозяев может деформироваться паразитарным воздействием, если только имеются какие-либо

различия и зараженности самцов и самок. Данные по последнему вопросу весьма противоречивы. В литературе отмечены все 3 возможных варианта: одинаково заражены оба пола, самцы заражены сильнее самок и наоборот. Иногда различия легко объяснимы, как в случае турбеллярии Paraclistus oofaga, питающейся икрой краба Hyas araneus (Успенская, 1963). Естественно, что она встречается только на самках. Чаще же их причины остаются малопонятными и для своего объяснения требуют специальных исследований. К примеру, в изученных нами на Баренцевом море популяциях литторин зараженность трематодами Parvatrema sp., достигающая 20-30 %, обнаруживается у самцов и лишь как редкое исключение у самок. В то же время Джеймс (James, 1968), исследовавший близкородственный вид P. homoeotecnum со сходной схемой жизненного цикла отмечает, что экстенсивность инвазии им обоих полов моллюска L. saxatilis на побережье Великобритании примерно одинакова.

Большинство авторов, уделяющих внимание этому вопросу, приводит данные о суммарной зараженности самцов и самок без разбивки на возрастные группы. Такой подход неприемлем для эколого-популяционных исследований, так как маскирует истинную картину взаимоотношений между паразитом и хозяином. В популяциях моллюсков L. saxatilis и L. nigrolineata разных районов Баренцева моря суммарная зараженность самцов и самок партенитами микрофаллид группы „pygmaeus" практически одинакова (Галактионов, 1985). Однако дифференциальный анализ значений этого показателя для обоих полов моллюсков, принадлежащих к разным размерно-возрастным классам, позволил выявить определенную динамику процесса. В младших размерно-возрастных группах экстенсивность инвазии растет параллельно с увеличением размера моллюсков. Но, начиная с определенного размерно-возрастного класса, рост зараженности самок замедляется или прекращается, а самцов - продолжает заметно увеличиваться. По-видимому, это связано с понижением резистентности самцов старших возрастных групп к инвазии трематодами. Повышенная элиминация крупных самцов вследствие снижения из резистентности к действию факторов внешней среды и модификации поведения (см. выше) во многом определяет возрастную динамику соотношения полов: в старших размерно-возрастных классах процент самок заметно увеличивается. Описанная картина наблюдается только в популяциях, сильно инвазированных трематодами, в сообществах же, где пресс паразитов мал, никаких достоверных различий в зараженности самцов и самок литторин не обнаруживается (Галактионов, Михайлова, 1987).

Принципиально сходная возрастная динамика соотношения полов прослеживается и в ряде беломорских популяций L. saxatilis и L. obtusata (Сергиевский, 1985). В сильно инвазированных сообществах экстенсивность инвазии самок микрофаллидами группы „pygmaeus" всегда выше, чем самцов. Эти различия выражены у моллюсков младших возрастных групп, но у более старых особей нивелируются. Численно же среди моллюсков старшего возраста преобладают самки, в силу их большей устойчивости (в том числе и зараженных) к воздействию неблагоприятных факторов среды.

Репродуктивный потенциал. Этот важнейший популяционный параметр контролируется паразитами с помощью разных воздействий, но особо благодаря паразитарной кастрации. Последнее наиболее неблагоприятно для популяции хозяев, так как особи, не принимающие участия в процессах воспроизводства, продолжают конкурировать за пищу, пространство и т. д. со здоровой частью сообщества. По оценке В.В. Кузнецова и Г.К. Чубрик (1950), потери в продукции моллюсков L. saxatilis, зараженных на 32 % партенитами трематод, от паразитарной кастрации составляют 18.9-24.0 %. Для популяции бивальвий Transennella tantilla, зараженной на 39.5 % спороцистами и личинками монорхидной трематоды Telolecithus pugetensis, значение

аналогичного показателя равняется 28.6% (Kabat, 1986), а для инвазированных ортонектидами сообществ офиур Amphipholis squamata - 24.0% (Rader, 1982 - цит. по: Kabat, 1986). Следует отметить, что при этих подсчетах учитывались лишь потери в суммарной плодовитости самок. Если принять во внимание паразитарную кастрацию самцов, то уменьшение общего репродуктивного потенциала сообществ будет еще большим.

В процессе эволюции паразито-хозяинных систем вырабатывались компенсаторные механизмы, позволяющие при сохранении антагонистического характера взаимоотношений между составляющими компонентами, снизить ущерб, наносимый сообществу хозяев в целом. Один из них прослеживается в изученных нами популяциях литторин Баренцева моря и основан на описанной в предыдущем разделе дифференциальной зараженности самцов и самок (Галактионов, 1985). Индивидуальная плодовитость самок заметно увеличивается с возрастом, в силу чего особи старших размерных классов играют существенную роль в воспроизводстве конкретной популяции. Если бы их зараженность увеличивалась бы так же, как и у самцов, то это привело бы к значительному понижению способности популяции к воспроизводству. Самцы литторин созревают раньше самок и в копулирующих парах они обычно меньше их по размеру. По-видимому, такая особенность предусмотрена системой скрещивания этих моллюсков. Самцы старших размерно-возрастных групп в силу их малого количества и часто встречающихся очевидно возрастных дефектов в строении копулятивного органа имеют небольшое значение для поддержания репродуктивного потенциала сообщества.

В беломорских популяциях литторин, описанных С.О. Сергиевским (1985), снижение репродуктивного потенциала под влиянием паразитарной кастрации компенсируется, во-первых, поддержанием среди молодых моллюсков наибольшего процента самцов, которые могут спариваться с разновозрастными самками, и, во-вторых, увеличением доли самок в старших возрастных группах. Последние могут спариваться с более молодыми самцами и дают значительное количество потомства.

Совершенно иной механизм, базирующийся на градуальной паразитарной кастрации, описан для популяции двустворчатого моллюска Transennella tantilla, зараженных Telolecthus pugetensis (Kabat, 1986). Степень снижения плодовитости зараженных самок зависит здесь от интенсивности их инвазии: чем меньшее число паразитов локализуется в моллюске, тем больше обнаруживается в нем развивающихся зародышей следующего поколения. Интенсивность же инвазии тем выше, чем раньше произошло заражение: полная паразитарная кастрация наблюдается у моллюсков, инвазированных до начала процесса оогенеза. В изученных (Kabat, 1986) популяциях T. tantilla частично кастрированные самки составляют 70%, а полностью - 30% от общего числа зараженных самок. Даже такое распределение, как указывалось выше, приводит к заметным потерям суммарной плодовитости. Если бы все инвазированные самки были неспособны к репродукции, то возможность существования популяции была бы сомнительна.

Как видно из приведенных примеров, механизмы, компенсирующие до некоторой степени отрицательное влияние паразитов на репродукцию хозяев, действуют только на популяционном уровне. Они обнаруживаются лишь в сильно зараженных популяциях, т. е. для своего запуска нуждаются в достижении определенной пороговой интенсивности паразитарного воздействия. Кроме того, они специфичны для конкретных паразито-хозяинных систем, и формируются в процессе эволюции в соответствии с биоэкологическими характеристиками хозяев и особенностями жизненных циклов паразитов. Так, описанный для литторин механизм, который основан на дифференциальной зараженности разновозрастных самцов и самок, хорош для моллюсков, живущих 7-9 лет, но совершенно неприемлем для T. tantilla, срок жизни которых измеряется одним сезоном.

Воздействие паразитов на пространственно-временную структуру популяций хозяев. Нормальная пространственная структура популяций животных-хозяев деформируется во всех случаях паразитарных воздействий 5-й группы, если их интенсивность достаточно велика. Хорошо изучены в этом отношении популяции моллюсков рода *Littorina* на Баренцевом и Белом морях (Галактионов, Добровольский, 1984; Галактионов, Марасаев, 1986; Сергиевский и др. 1984). Литторины, собранные во время отлива с поверхности камней и фукоидов, оказываются на порядок сильнее заражены партенитами микрофаллид группы „pygmaeus", содержащими зрелые метацеркарии, чем особи, локализующиеся в укрытиях: на грунте, под талломами водорослей и т. д. В то же время распределение зараженности молодыми партенитами микрофаллид группы „pygmaeus" демонстрирует обратную закономерность; она значительно выше у литторин, находящихся во время отлива в укрытиях, чем у особей, локализующихся на открытой поверхности субстрата. Эти данные, а также результаты натурных и лабораторных экспериментов (Галактионов, Марасаев, 1986) позволяют утверждать, что по мере созревания партенит микрофаллид группы „pygmaeus" они оказывают влияние на поведение хозяев: заставляют зараженных особей выползать на открытые поверхности и оставаться там все время отлива. Здесь моллюски подвергаются интенсивному воздействию факторов среды (инсоляции, обсыханию, воздействию прибоя и т. д.), что и определяет их повышенную элиминацию по сравнению с особями, уходящими во время отлива в укрытия. В то же время такое распределение зараженных моллюсков обеспечивает более высокую вероятность поедания их окончательным хозяином - гагой. Перераспределение зараженных и незараженных (либо зараженных молодыми партенитами) особей имеет определенное положительное значение для популяции моллюсков, т. к. позволяет избавляться от балласта, который представляют для сообщества зараженные особи в силу их паразитарной кастрации.

ЛИТЕРАТУРА

А в е р и н ц е в В.Г., К у з н е ц о в Л.Л., П у ш к и н А.Ф. Криопелагические биоценозы // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты, 1985. С. 190-195.

А д р о в Н.М. Климатолого-статистическая оценка трансформации вод в системе Гольфстрима по термогалинным данным // Тр. ВНИИГМИ МЦД. 1985. Вып. 124. С. 97-102.

А д р о в Н.М., С м о л я р И.В. Метод расчета границы атлантических вод в Баренцевом море. Препринт. Апатиты, 1987. 18 с.

А й з а т у л л и н Т.А., Л е б е д е в В.Л. Океан как глобальная система // Физическая география Мирового океана. Л., 1980. С. 283-312.

А й з а т у л л и н Т.А., Л е б е д е в В.Л., Х а й л о в К.М. Океан. Фронт, дисперсия, жизнь. Л., 1984. 122 с.

А й з а т у л л и н Т.А., Р о м а н к е в и ч Е.А. Современные задачи и проблемы изучения химии пограничных зон в океане // Обмен химическими элементами на границах раздела морской среды. М., 1981. С. 227-245.

А л д о н о в В.К., Д в и н и н а Е.Д. Распределение и численность икры и личинок основных промысловых рыб и гидрологические условия Баренцева и Норвежского морей в апреле-июле 1979 г. // Экология и промысел донных рыб Северо-Европейского бассейна. Мурманск, 1982. С. 98-97.

А л д о н о в В.К., С е р е б р я к о в В.П. Ихтиопланктонные исследования в районе Норвежского мелководья // Особенности биологии рыб Северных морей. Л., 1983. С. 13-35.

А л е е в Ю.Г. Нектон. Киев, 1976. 389 с.

А л е к с е е в А.П., Л у к а Г.И. Промысел отдельных видов // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты, 1986. С. 180-184.

А л ь т ш у л е р В.М., Д м и т р и е в а А.А. Некоторые океанологические расчеты при проектировании приливных электростанций (ПЭС) // Уч. зап. ЛГУ. Сер. геогр. науки. 1961. № 309, вып. 16. С. 3-54.

А н д р е е в А.Е., Л е б е д е в В.Л. Определение вероятных биопродуктивных районов по системной оценке разнообразия среды в Баренцевом море // Вестн. МГУ. Геогр. 1983. № 18. С. 78-84.

А н д р е е в В.Л. Системы-классификации в биогеографии и систематике (детерминские методы) // Иерархические классификационные построения в географической экологии и систематике. Владивосток, 1979. С. 3-96.

А н д р и я ш е в А.П. Некоторые добавления к системе вертикальной зональности морской донной фауны // Тез. докл. „Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана". Л., 1974. С. 6-7.

А н т и п о в а Т.В. Распределение двустворчатых моллюсков в южной части Карского моря. М., 1978а. 12 с. (Деп. в ЦНИИТЭИРХ. № 181).

А н т и п о в а Т.В. Географическое распространение двустворчатых моллюсков Баренцева и Карского морей. М., 1978б. 64 с. (Деп. в ЦНИИТЭИРХ. № 183).

А н т и п о в а Т.В., Я р а г и н а Н.А. Сравнительная характеристика суточного хода питания трески и пикши Баренцева моря // Экология биологических ресурсов Северного бассейна и их промысловое использование. Мурманск, 1984. С. 3-11.

А с т р а х а н ц е в Г.П., Р у х о в е ц Л.А. Численный метод решения задачи гидротермодинамики глубоких озер // Препринт науч. докл. Л., 1984. 70 с.

Б а б к о в А.И., Г о л и к о в А.Н. Гидробиокомплексы Белого моря Л., 1984. 104 с.

Б а й т а з О.Н., Б а й т а з В.А. Некоторые данные о пространственном распределении бактериопланктона Баренцева моря // Комплексные океанологические исследования Баренцева и Белого морей. Апатиты, 1987. С. 84-90.

Б а л л е с т е р А. Физиологический кругооборот различных пигментов фитопланктона и экологическое значение состава пигментов // Тез. докл. „Второй международный океанографический конгресс". М., 1966. 14 с.

Б а р а н е н к о в а А.С. Исследования ПИНРО по оценке численности и причин урожайности промысловых рыб Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1968. Вып. 23. С. 193-216.

Б а р а н е н к о в а А.С. Многолетние колебания численности икринок и личинок рыб Баренцева моря // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Мурманск. 1974. Вып. 21. С. 93-100.

Б а р а н е н к о в а А.С., Х о х л и н а Н.С. Численность и дрейф икринок, личинок и сравнительные данные о выживаемости сеголеток (донных стадий) пикши (Melanogrammus aeglernus Linne) Баренцева моря в 1959-1963 гг. // Тр. ПИНРО. 1967. Вып. 20. С. 11-64.

Б а р а н е н к о в а А.С., Х о х л и н а Н.С. Распределение и численность икринок и личинок трески аркто-норвежского стада и сравнительные данные о выживаемости стадий 0-группы в 1962-1965 гг. // Тр. ПИНРО. 1968. Вып. 23. С. 217-261.

Б а р а н е н к о в а А.С., Х о х л и н а Н.С. Распределение и длина личинок и мальков мойвы Mallotus villosus (Müller) Баренцева моря // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Мурманск, 1970. Т. 16, ч. 1. С. 118-131.

Б а р а н о в Е.И. Короткопериодные колебания фронта Гольфстрима в зимне-весенний сезон 1963 г. // Океанология. 1966. Т. 6, вып. 2. С. 228-233.

Б а р а ш М.С. Четвертичная палеэкология Атлантического океана: Автореф. дис. ... докт. геол.-мин. наук. М., 1983. 40 с.

Б а р а ш к о в Г.К. Химия водорослей. М., 1963. 143 с.

Б а р д а н С.И. К вопросу о возможном влиянии гидрохимических показателей льдов Белого моря на уровень первичной продукции // Тез. докл. „Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов морей европейского Севера и Северной Атлантики". Мурманск, 1984. С. 25-26.

Б е з б о р о д о в А.А., Е м е л ь я н о в В.А. Приливная зона шельфа как геохимический барьер // Докл. АН УССР. 1985. Б. № 9. С. 3-6.

Б е к л е м и ш е в В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., 1970. 502 с.

Б е к л е м и ш е в К.В., П а н т ю л и н А.Н., С е м е н о в а Н.Л. Новые данные о вертикальной зональности Белого моря // Биология Белого моря. М., 1980. С. 8-19. (Тр. ББС МГУ; Т. 5).

Б е л о п о л ь с к и й Л.О. К вопросу о количественном распределении Rissa rissa и Fulmarus glacialis по Кольскому и 38-му меридианам в Баренцевом море // Тр. Аркт. н.-и. ин-тп. 1933. Т. 8. С. 101-105.

Б е л о п о л ь с к и й Л.О., Ш у н т о в В.П. Птицы морей и океанов. М., 1980. 186 с.

Б е л ь т е н е в А.Е. Жизненный цикл Alveocystis intestinalis gen.n., sp. n. (Sporozoa, Coccidiomorpha) - паразита кишечника приапулид // Вест. ЛГУ. 1983. № 15, вып. 3. С. 11-19.

Б е р г е р В.Я. О воздействии паразитов на систему адаптаций к солености моллюска Hydrobia ulvae// Паразитология. 1976. Т. 10, № 4. С. 333-337.

Б е р е з и н О.Н., И в а н о в Б.В. Исследование поля температуры и солености в прикромочной зоне Гренландского моря // Вест. МГУ. 1983. № 18. С. 101-103.

Б е р е н б о й м Б.И., Я р а г и н а Н.А., П о н о м а р е н к о И.Я. Связь типа хищник-жертва между треской и северной креветкой в Баренцевом море // Рыбное хоз-во. 1987. № 3. С. 24-26.

Б е р ш т е й н Л.Б., Г а в р и л о в В.Г., Г е л ь ф е р С.Л. и др. Кислогубская приливная электростанция. М., 1972. 263 с.

Б е р ш т е й н Л.Б., С и л а к о в В.Н., Г е л ь ф е р и др. Приливные электростанции. М., 1987. 296 с.

Б и о г е о х и м и я о к е а н а. М., 1983. 368 с.

(Б л и з н и ч е н к о Т.Е. и д р.). B l i z n i s h e n k o T.E., D e g t e r e v a A.A., D r o b y s h e v a S.S., N e s t e r o v a V.N., P l e k h a n o v a N.V., R y z h o v V.M. Plankton investigations in the Norwegian and Barents Seas in 1980 // Ann. Biol. 1983. Vol. 37. P. 104-106.

Б л и н о в а Е.И. Основные типы зарослей литорали Мурмана // Океанология. 1966. Т. 6, № 1. С. 151-158.

Бобров Ю.А., Шмелева В.Л. Исследование первичной продукции в Баренцевом море // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты, 1985. С. 105-110.

Богданов Д.В. Краткая физико-географическая характеристика главных морей // Северный Ледовитый и Южный океаны. Л., 1985. С. 377-381.

Богоров В.Г. Биологические сезоны Полярного моря // Докл. АН СССР. 1938. Т. XIX, вып. 8. С. 639-642.

Богоров В.Г., Зенкевич Л.А. Биологическая структура океана // Экология водных организмов. М., 1966. С. 3-14.

Боркин И.В., Пономаренко В.П., Третьяк В.Л., Шлейник В.Н. Сайка Boreogadus saida (Lepechin) - рыба полярных морей (запасы и использование) // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М., 1987. С. 183-207.

Бочков Ю.А. Ретроспектива температуры воды в слое 0-200 м на разрезе „Кольский меридиан" в Баренцевом море (1900-1981 гг.) // Экология и промысел донных рыб Северо-Европейского бассейна. Мурманск, 1982. С. 113-122.

Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 1939. Т. 4. С. 5-126.

Брязгин В.Ф. Амфиподы (Amphipoda: Crustacea) Баренцева моря: Автореф. дис. канд. биол. наук. Петрозаводск, 1973. 19 с.

Буйницкий В.Х. Микроскопические организмы и их влияние на строение и прочность морских антарктических льдов // Морские льды и айсберги Антарктики. Л., 1973. С. 73-85.

Бульон В.В. Активность микрофлоры в прибрежных водах Земли Франца-Иосифа // Биологические основы промыслового освоения открытых районов океана. М., 1985. С. 101-108.

Буткевич В.С. Метод бактериологического исследования и некоторые данные о распределении бактерий в воде и осадках Баренцева моря // Тр. Океаногр. ин-та. 1932. Т. № 2. С. 5-37.

Валовая Н.А. Распределение иглокожих Белого моря в зависимости от абиотических условий // Биология Белого моря. М., 1980. С. 20-28.

Вальтер Е.Д., Валовая М.А., Бек Т.А. Жизненный цикл Ascarophis sp., (Arctica?) (Nematoda: Spirurata) в условиях литорали Белого моря // Жизненные циклы паразитов в биоценозах северных морей. Апатиты, 1987. С. 58-69.

Васнецов В.В. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., 1953. С. 207-217.

Вернадский В.И. Живое вещество в химии моря. М., 1926. 36 с.

Визе В.Ю. Гидрохимические условия в области кромки льдов арктических морей // Проблемы Арктики. 1944а. № 2. С. 13-31.

Визе В.Ю. Гидрометеорологические условия в области кромки льдов арктических морей // Тр. Аркт. ин-та. 1944б. Т. 184. С. 28-36.

Винберг Г.Г., Анисимов С.И. Математическая модель водной экосистемы // Фотосинтезирующие системы продуктивности. М., 1966. С. 213-223.

Виноградов А.К. Развитие исследований в контактных зонах южных морей // Биоокеанографические исследования южных морей. Киев, 1969. С. 22-31.

Виноградов А.К. Хорогалинная зона 22-27 ‰ в морских экосистемах // Тез. докл. „У Съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва". 1986. Ч. 1. С. 64-65.

Виноградов М.Е. Пространственно-динамический аспект существования сообщества пелагиали // Биологическая продуктивность океана. М., 1977. С. 14-23.

Виноградов М.Е., Лисицын А.П. Глобальные закономерности распределения жизни в океане и их отражение в составе донных осадков. Закономерности распределения и бентоса в океане // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1981. № 3. С. 5-25.

Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Продукция зоопланктона и распределение его биомассы по акватории океана // Биологические ресурсы океана. М., 1985. С. 86-107.

Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. М., 1987. 240 с.

Виноградова Л.А. Качественное и количественное распределение фитопланктона в различных массах Норвежского моря в октябре 1958 г. // Океанологические исследования. 1962. № 5. С. 140-154.

Виркетис М.А. Некоторые данные о зоопланктоне Баренцева моря по Кольскому меридиану // Материалы по биологии Баренцева моря в области Кольского меридиана // Тр. Ин-та по изучению Севера. 1928. Вып. 37. С. 7-27.

Воронина Н.М. Сообщества умеренных и холодных вод южного полушария // Биологическая продуктивность океана. М., 1977. С. 68-90.

Гайденок Н.Д. Исследование функционирования планктонного сообщества Кандалакшского залива Белого моря методом математического моделирования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 21 с.

Галактионов К.В. Сезонная динамика развития партенит микрофаллид группы „pygmaeus" (Trematoda: Microphallidae) в моллюсках Littorina saxatilis и L. obtusata Баренцева и Белого морей // Планктон прибрежных вод Восточного Мурмана. Апатиты, 1982. С. 89-105.

Галактионов К.В. Зараженность самцов и самок моллюсков рода Littorina (Gastropoda, Prosobranchia), партенитами трематод на побережье Баренцева моря // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 3. С. 213-219.

Галактионов К.В. Жизненные циклы трематод литоральных биоценозов // Жизненные циклы паразитов в биоценозах северных морей. Апатиты, 1987. С. 5-28.

Галактионов К.В., Добровольский А.А. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы „pygmaeus" (Trematoda: Microphalidae) // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты, 1984. С. 8-41.

Галактионов К.В., Добровольский А.А. Гермафродитное поколение трематод. Л., 1987. 194 с.

Галактионов К.В., Марасаев С.Ф. Некоторые закономерности в распределении зараженности моллюсков рода Littorina партенитами трематод на литорали Баренцева и Белого морей // Вестн. ЛГУ. 1986. Сер. 3, вып. 1. С. 88-90.

Галактионов К.В., Михайлова Н.А. Популяции моллюсков Littorina saxatilis (Olivi) и их зараженность партенитами трематод на северо-восточной границе ареала (острова Новая Земля и Вайгач) // Жизненные циклы паразитов в биоценозах северных морей. Апатиты, 1987. С. 42-58.

Галкин Ю.И. О путях расширения ареалов бореальных видов в процессе „потепления Арктики" (на примере моллюска Iothia fulva - Gastropoda: Lepetidae) // Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций. Апатиты, 1984. С. 11-32.

Галкин Ю.И. К вопросу о скорости изменения состава и границ распространения морских моллюсков // Тр. Зоол. ин-та. 1986а. Т. 152. С. 42-49.

Галкин Ю.И. Температурный режим и изменение подвидовых категорий у моллюсков Margarites groenlandicus и M. costalis (Gastropoda: Trochidae) // Тр. Зоол. ин-та. 1986б. Т. 148. С. 158-168.

Галкин Ю.И. Колебание климата и многолетние изменения биомассы бентоса в Баренцевом море (на примере моллюска Lepeta Caeca) // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М., 1987. С. 90-121.

Галкина Л.А., Позднякова Л.Е., Цееб Т.Я. Губа Канда и ее обитатели // Океанология. 1963. Т. 3, вып. 5. С. 898-906.

Геологический словарь. Т. 1, 2. М., 1973.

Гершанович Д.Е., Муромцев А.И. Естественные районы Мирового океана // Биотопическая основа распределения морских организмов. М., 1986. С. 90-108.

Гершанович Д.Е., Муромцев А.М. Океанологические основы биологической продуктивности Мирового океана. Л., 1982. 320 с.

Гилл А. Динамика атмосферы и океана. М., 1986. Т. 2. 472 с.

Гиляров А.М. Современное состояние концепции экологической ниши // Успехи соврем. биологии. 1978. Т. 85, вып. 3. С. 431-446.

Гиляров М.С., Чернов Ю.И. Почвенные беспозвоночные в составе сообществ умеренного пояса // Ресурсы биосферы. Л., 1975. Т. 1. С. 218-240.

Гинецинская Т.А. Трематоды - их жизненные циклы, биология и эволюция. Л., 1968. 411 с.

Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. Жизненный цикл трематод как система адаптаций // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные (морфология, биология, эволюция). Л., 1983. С. 112-157.

Глушакова В.Е., Николаева Р.А. Экономический сценарий освоения Мирового океана // Проблемы экономики моря. Киев, 1980. С. 14-21.

Голиков А.Н. Моллюски Buccinidae Мирового океана. Л., 1980. 466 с. (Фауна СССР; Т. У; Вып. 2).

Г о л и к о в А.Н. Биогеосфера Северного Ледовитого океана // Географические проблемы изучения и освоения арктических морей. Л., 1985. С. 16–17.

Г о л и к о в А.Н., Б а б к о в А.И. Особенности вертикального распределения литоральных экосистем на примере Белого моря// Океанология. 1985. Т. 25, вып. 3. С. 519-523.

Г о л и к о в А.Н., С к а р л а т о О.А., Г а л ь ц о в а В.В. и д р. Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. Л., 1985. 248 с.

Г о н т а р ь В.И., Д е н и с е н к о Н.В. Состав и распределение мшанок Северного Ледовитого океана // Тез. докл. „7 Всесоюз. коллок. по ископаемым и соврем. мшанок". М., 1986. С. 13-14.

Г о р б е н к о Ю.А. Экология морских микроорганизмов. Киев, 1977. 250 с.

Г р а н о в и ч А.И., М и х а й л о в а Н.А., С е р г и е в с к и й С.О. Возрастные особенности зараженности популяций литоральных моллюсков Littorina obtusata и L. saxatilis партенитами трематод // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 6. С. 721-729.

Г р и н к е в и ч Н.С. Годовые изменения в питании трески Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1957. Вып. 10. С. 88-105.

Г р у з и н о в В.М. Гидрология фронтальных зон Мирового океана Л., 1986. 270 с.

Г р у з о в Е.Н., П р о п п М.В., П у ш к и н А.Ф. Биологические сообщества прибрежных районов моря Девиса (по результатам водолазных наблюдений) // Информ. бюл. САЭ. 1976. № 65. С. 124-141.

Г р у з о в Л.Н. Зоопланктон Полярного фронта Восточно-Гренландского течения // Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. Мурманск, 1961а. С. 175-185.

Г р у з о в Л.Н. Суточные изменения биомассы зоопланктона в районе полярного фронта в зоне Восточно-Исландского течения // Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. Мурманск, 1961б. С. 167-175.

Г у р в и ч Г.С. Распределение животных на литорали и сублиторали Бабьего моря // Исслед. морей СССР. Л., 1934. Вып. 20. С. 15-32.

Г у р в и ч Г.С., С о к о л о в а Е.В. К познанию реликтовых водоемов Белого моря // Тр. ГГИ. 1939. Вып. 8. С. 142-163.

Г у р ь е в а Т.П. Качественная и количественная характеристика литорального населения каменистой фации в губе Дальне-Зеленецкой (Восточный Мурман) // Тр. МБС АН СССР. 1948. Т. 1. С. 102-122.

Г у р ь я н о в а Е.Ф. К вопросу о происхождении и истории развития фауны Полярного бассейна // Изв. АН СССР. Б. 1939. № 5. С. 3-150.

Г у р ь я н о в а Е.Ф. Бокоплавы морей СССР и сопредельных вод (Amphipoda: Gammaridae). Л., 1951. 1029 с. (Опред. по фауне СССР; Т. 41).

Г у р ь я н о в а Е.Ф. Донная фауна // Атлас океанов. Тихий океан. Карта № 245. А. Л., 1974. С. 245.

Г у р ь я н о в а Е.Ф., З а к с И.Г., У ш а к о в П.В. Литораль Кольского залива Ч. I, II, III // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1928. Т. 58, вып. 2. С. 89-143; 1929. Т. 59, вып. 2. С. 47-152; 1930а. Т. 60, вып. 2. С. 17-107.

Г у р ь я н о в а Е.Ф., З а к с И.Г., У ш а к о в П.В. Литораль Западного Мурмана // Исслед. морей СССР. Л., 1930б, вып. 11. С. 47-104.

Г у р ь я н о в а Е.Ф., У ш а к о в П.В. К фауне Черной губы на Новой Земле // Исслед. морей СССР. Л., 1928. Вып. 6. С. 3-72.

Г у р ь я н о в а Е.Ф., У ш а к о в П.В. Литораль Восточного Мурмана // Исслед. морей СССР. Л., 1929. Вып. 10. С. 5-40.

Г у т е л ь м а х е р Б.Л. Количественная оценка круговорота фосфора в начальных звеньях трофической цепи // Океанология. 1981. Т. 21, вып. 4. С. 634-639.

Д а ж о Р. Основы экологии. М., 1975. 268 с.

(Д в и н и н а Е.А.) D v i n i n a E.A. Hydrographic conditions in the transition area between the Norwegian and Barents seas in spring / summer 1983 // Ann. biol. Cons. onternat. explor. mer. 1986a. Vol. 40. P. 33-35.

(Д в и н и н а Е.А.). D v i n i n a E.A. Hydrographic conditions in the divided area between the Norwegian and Barents seas in spring / summer 1984 // Ann. biol. Cons. internat. explor. mer. 1986b. Vol. 41. P. 32-33.

(Д в и н и н а Е.А., М у х и н А.И.). D v i n i n a E.A., M u k h i n A.I. Hydrographic conditions in the transition area between the Norwegian and Barents seas in spring / summer 1981 // Ann. biol. Cons. internat. explor. mer. 1984. Vol. 38. P. 33-35.

(Д в и н и н а Е.А., М у х и н А.И.). D v i n i n a E.A., M u k h i n A.I. Hidrographic condition in the border area between the Norwegian and Barents sea in springsummer 1982 // Ann. biol. Cons. internat. explor. mer. 1985. Vol. 39. P. 33-35.

Д е л о в а Г.В. Ультратонкая структура слизистых капсул желтопигментных эпифитных бактерий // Структурные и функциональные связи высших растений и микроорганизмов. Новосибирск 1977. С. 189-203.

Д е н и с е н к о Н.В. Распределение и экология мшанок Баренцева моря и прилежащих районов Северного Ледовитого океана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 23 с.

Д е н и с е н к о Н.В., П а н т е л е е в а Н.Н. Новые данные по мшанкам архипелага Земли Франца-Иосифа // Тез. докл. мол. ученых „Изучение и рациональное использование биологических ресурсов северных морей и северной Атлантики". Мурманск, 1985. С. 20-21.

Д е р ю г и н К.М. Фауна Кольского залива и условия ее существования // Зап. Имп. Акад. наук. физ.-мат. отд., сер. 8. Пг., 1915. Т. 34, № 1. С. 1-938.

Д е р ю г и н К.М. Баренцево море по Кольскому меридиану (33°30′ в.д.) // Тр. Сев. н.-пром. эксп. 1924. Вып. 19. С. 3-103.

Д е р ю г и н К.М. Реликтовое озеро Могильное (стров Кильдин в Баренцевом море) // Тр Петергоф. ест.-науч. ин-та. 1925. № 2. С. 1-112.

Д е р ю г и н К.М. Фауна Белого моря и условия ее существования // Исслед. морей СССР. Л., 1928. Вып. 7/8. С. 1-511.

Д и т р и х Г. (с участием К. Калле). Общая океанография. М., 1962. 465 с.

Д о б р о в о л ь с к и й А.А. Некоторые особенности структуры жизненных циклов паразитов // Жизненные циклы паразитов в биоценозах северных морей. Апатиты, 1987. С. 74-81.

Д о б р о в о л ь с к и й А.А., Г а л а к т и о н о в К.В., М у х а м е д о в Г.К., С и н х а Б.Х., Т и х о м и р о в И.А. Партеногенетические поколения трематод // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1983. Т. 82, вып. 4. С. 3-108.

Д о б р о в о л ь с к и й А.Д., З а л о г и н Б.С. Моря СССР. М., 1982. 192 с.

Д о г е л ь В.А. Курс общей паразитологии. Л., 1947. 372 с.

Д р о б ы ш е в а С.С. Влияние некоторых сторон биологии Euphausiacea на условия летнего откорма баренцевоморской трески // Колебания численности и условия промысла донных рыб Баренцева моря. Мурманск, 1957. С. 106-124. (Тр. ПИНРО; Вып. 10).

Д р о б ы ш е в а С.С. Формирование скоплений эвфаузиид в Баренцевом море // Тр. ПИНРО. 1979. Вып. 43. С. 54-76.

Д р о б ы ш е в а С.С. Значение в планктонном сообществе, зоогеография, популяционная структура, жизненные циклы и динамика массовых видов // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты, 1986. С. 162-173.

Д у в а н и н А.И. Приливы в море. Л., 1960. 390 с.

Е р д а к о в Л.Н., Е ф и м о в М.Н., Г а л а к т и о н о в Ю.К., С е р г е е в В.Е. Количественная оценка верности местообитанию // Экология. 1978. № 3. С. 105-107.

Е р о х и н В.Е. Растворенные углеводы некоторых биотопов прибрежной зоны моря // Океанология. 1972. Т. 12, № 2. С. 291-298.

Ж и р к о в И.А. Фауна полихет Норвежского моря и ее зоогеографический анализ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 22 с.

Ж у к о в Е.И. Вертикальная зональность бентоса на литорали заливов юга Баренцева моря // Тез. докл. „Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря". Мурманск, 1986. С. 123-125.

Ж ю б и к а с И.И. Гидрологические и гидрохимические условия в морских ваннах Восточного Мурмана // Океанология. 1968. Т. 8, вып. 5. С. 814-823.

З а в а л к о С.Е. Множественная стабилизация параметров синузии „базифит-эпифит" в морской экосистеме с антропогенным эвтрофированием (экология и прикладные аспекты): Автореф. дис. канд. биол. наук. Севастополь, 1985. 25 с.

З а м и л а т с к а я Е.К., Г у д и м о в А.В., С е м е н о в В.Н. Исходные комплексы моллюсков и закономерности формирования танатоценозов в бассейне Белого моря // Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. „Проблемы четвертичной палеэкологии и палеографии северных морей". Апатиты, 1987. С. 45-47.

З а ц е п и н В.И., П е т р о в а Н.С. Питание промысловых косяков трески в южной части Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1939. Вып. 5. С. 1-170.

З а ц е п и н В.И., Ф и л а т о в а З.А. Теплолюбивые кардиды Баренцева моря и роль Нордкапского течения в их распространении // Пробл. Арктики. 1945. № 4. С. 41-50.

З а ц е п и н В.И., Р и т т и х Л.А., Количественное распределение основных трофических групп донных беспозвоночных в Баренцевом море // Тр. ПИНРО. 1968. Вып. 23. С. 527-545.

З е л и к м а н Э.А. К планктической характеристике юго-восточного сектора Баренцева моря // Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. Мурманск, 1961. С. 39-59.

З е л и к м а н Э.А. Заметки о составе и распределении зоопланктона в юго-западной части Баренцева моря в августе-сентябре 1959 г. // Тр. МБС АН СССР. 1966. Т. 11(15). С. 34-60.

З е л и к м а н Э.А., К а м ш и л о в М.М. Многолетняя динамика биомассы планктона южной части Баренцева моря и факторы, ее определяющие // Тр. ММБИ. 1969. Т. 2(6). С. 14-68.

З е н к е в и ч Л.А. Фауна моря // География животных. М., 1946. С. 92-249.

З е н к е в и ч Л.А. Фауна и биологическая продуктивность моря. М., 1947. Т. II. 588 с.

З е н к е в и ч Л.А. Биология морей СССР. М., 1963. 735 с.

З е н к е в и ч Л.А. Общая характеристика биогеоценозов океана и сравнение их с биогеоценозами суши // Биогеоценозы морей и океанов. М., 1970. С. 17-29.

(З и л а н о в В.К). Z i l a n o v V.K. Occurens of Micromesistius poutassou (Risso) larvae in the Norwegian sea in June 1961 // Rapp. et proc.-verb. réun Cons. internat. explor. mer. 1968. Vol. 158. P. 122-125.

З е н к е в и ч Л.А. К вопросу о древности океана и его фауны // История Мирового океана. М., 1971. С. 114-129.

З е н к е в и ч Л.А. Биология северных и южных морей СССР. Избранные труды. М., 1977. Т. 1. 340 с.

З е н к о в и ч В.П. Динамическая классификация морских берегов // Тр. ИОАН СССР. 1954. Т. 10. С. 112-134.

З е н к о в и ч В.П. Основы учения о развитии морских берегов. М., 1962. 710 с.

З у б о в Н.Н. О биологических свойствах морского льда // Северный морской путь. Л., 1935. Вып. 2. С. 45-51.

З у б о в Н.Н. Морские воды и льды. Л., 1938. 447 с.

З у б о в Н.Н. Основы учения о проливах Мирового океана. М., 1956. 239 с.

З у б о в Н.Н., Э в е р л и н г А.В. Моря земного шара. БСАМ. Указ. геогр. назв. 1940. Т. 1. М., прилож. № 6.

И в а н о в М.В. Метод определения продукции бактериальной массы в водоеме // Микробиология. 1955. Т. 24, № 1. С. 79-89.

И в а н о в М.В., Р ы ж о в а В.П. Интенсивность образования сероводорода в некоторых грунтах литорали Баренцева моря // Докл. АН СССР. 1960. Т. 130, № 1. С. 187-188.

И в а н о в Н.О., К и т а е в С.П., Ч е ч е н к о в А.В. Особенности гидрофауны Канда-губы Белого моря // Итоги и перспективы изучения биологических ресурсов Белого моря. Л., 1983. С. 37-44.

И в а н о в Ю.А., Н е й м а н В.Г. Фронтальные зоны Южного океана // Тез. докл. „Второй международный океанографический конгресс". М., 1966. С. 176.

И в л е в В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М., 1955. 125 с.

И в л е в В.С. Экспериментальная экология питания рыб. Киев, 1977. 271 с.

И ж е в с к и й Г.К. Воды полярного фронта и распределения атлантических сельдей. М., 1958. 19 с.

И л ь и н Г.В. Гидролого-гидрохимические условия восточной части Норвежского моря // Комплексные исследования природы северных морей. Апатиты, 1982. С. 23-29.

И л ь и н Г.В., Н е с в е т о в а Г.И., П е т р о в В.С., Ц е х о ц к а я Л.К. Биогенные элементы и режим кислорода // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты, 1985. С. 46-63.

И с а ч е н к о Б.Л. Исследования над бактериями Северного Ледовитого океана // Тр. Мурман. н.-пром. экспедиции 1906 г. Пг., 1914. 297 с.

И с а ч е н к о Б.Л. Микробиологические исследования морей СССР // Микробиология. 1937. Т. 6, вып. 8. С. 964-982.

И х т и о ф а у н а и у с л о в и я е е с у щ е с т в о в а н и я в Б а р е н ц е в о м м о р е. Апатиты, 1986. 215 с.

К а з а н о в а И.И. Нерест, икринки и мальки рыб из юго-восточной части Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 1949. Т. 17. С. 157-174.

К а м ш и л о в М.М., З е л и к м а н Э.А., Р о у х и я й н е н М.И. Планктон прибрежья Мурмана // Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана. М , 1958. С. 59-103.

К а м ш и л о в М.М., М и р о н о в а Н.В., Ч е р н о в с к а я Е.Н., З е л и к м а н Э.А., Г е р а с и м о в В.В., К о н д р а ц о в а О.Ф., П о з д н я к о в Ю.Ф., Р о у х и я й н е н М.И., С в и р и д о в Ю.А., Ц е е б Р.Я., Ч и н а р и н а А.Д. Гидрологические, гидрохимические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана в 1956 г. и причины изменений в распределении промысловых рыб // Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. Мурманск, 1961. С. 3-38.

К а п л и н П.А. Фиордовые побережья Советского Союза. М., 1962. 183 с.

К а р а м у ш к о О.В., М у х и н а Н.В. К вопросу о питании личинок и пелагической молоди трески (Gadus morhua L.) в Норвежском и Баренцевом морях // Эколого-физиологические исследования промысловых рыб Северного бассейна. Л., 1987. С. 32-39.

К а р е л ь с к а я А.Г. Некоторые гидролого-гидрохимические особенности литоральной отмели Дальнего Пляжа // Экологические исследования песчаной литорали. Апатиты, 1976. С. 59-66.

К а ш к и н Н.И. О приспособительном значении сезонных миграций Calanus finmarchicus (Gunnerus, 1770). // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 3. С. 342-357.

К а ш к и н а А.А. Ихтиопланктон юго-восточной части Баренцева моря // Тр. ММБИ. 1962. Вып. 4(8). С. 97-133.

К в а с о в Д.Д. Происхождение котловин современных озер и их классификация // Общие закономерности возникновения и развития озер. Л., 1986. С. 20-27.

К и т а е в С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., 1984. 207 с.

К н и п о в и ч Н.М. К вопросу о зоогеографических зонах Белого моря // Вестн. естествознания. 1881. № 6/7. С. 1-10.

К о б л е н ц-М и ш к е О.И. Фотосинтетическая первичная продукция // Биологические ресурсы океана. М., 1985. С. 48-62.

К о л л и н А.Е. Гудзонов залив и его проливы // Океанографическая энциклопедия. Л., 1974. С. 148-149.

К о л т у н В.М. К изучению донной фауны Гренландского моря и центральной части Арктического бассейна // Тр. ААНИИ. 1964. Т. 259. С. 13-78.

К о н т р и м а в и ч ю с В.Л. Паразитизм и эволюция экосистемы (экологические аспекты паразитизма) // Журн. общ. биологии. 1982а. Т. 43, № 3. С. 291-301.

К о н т р и м а в и ч ю с В.Л. Современные проблемы экологической паразитологии // Журн. общ. биологии. 1982б. Т. 43, № 6. С. 764-774.

К о н ч и н а Ю.В. Питание личинок морского окуня в Баренцевом море // Тр. мол. ученых ВНИРО, ОНТИ. 1970. Вып. 3. С. 166-181.

К р а п и в и н А.С., С в и р е ж е в Ю.М., Т а р к о Г.А. Моделирование глобальных процессов биосферы. М., 1983. 248 с.

К р е п с Е.М. Гидрологический очерк Черной губы на Новой Земле и реликтовых озер, к ней примыкающих // Исслед. морей СССР. Л., 1927. Вып. 5. С. 3-80.

К р и с с А.Е. Морская микробиология (глубоководная). М., 1959. 450 с.

К р и с с А.Е. Микробиологическая океанография. М., 1976. 268 с.

К р ы л о в Ю.М. Орбиты водных частиц в прогрессивно-стоячей волне на примере Белого моря // Метеорол. и гидрология. 1946. № 2. С. 69-74.

К у з н е ц о в А.П. Закономерности распределения пищевых группировок донных беспозвоночных в Баренцевом море // Тр. ИОАН СССР. 1970. Т. 88. С. 5-80.

К у з н е ц о в Л.Л. Хлорофиллы и первичная продукция микроводорослей, связанных со льдом Амурского залива Японского моря. // Биология моря. 1980. Т. 5. С. 72-74.

К у з н е ц о в Л.Л. Содержание фотосинтетических пигментов в микросообществах Белого моря в зимний и весенний сезоны // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. (Тез. докл.). Архангельск, 1985. С. 122.

К у з н е ц о в а И.А., З е в и н а Г.Б. Обрастание в районах строительства приливных электростанций на Баренцевом и Белом морях // Тр. ИОАН СССР. 1967. Т. 85. С. 12-28.

К у с а к и н О.Г. Распространение и некоторые особенности вертикального распределения равноногих ракообразных холодных и умеренных вод Мирового океана: Автореф. дис. докт. биол. наук. Л., 1971. 37 с.

(К у с а к и н О.Г.). K u s s a k i n O.G. Intertidal ecosystems of the seas of the USSR // Helgoläng. Meeresuntersuch. 1977. Vol. 30. P. 243-262.

К у с а к и н О.Г., К у д р я ш о в В.А., Т а р а к а н о в а Т.Ф., Ш о р н и к о в Е.И. Поясообразующие флоро-фаунистические группировки литорали Курильских островов // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск, 1974. С. 5-75.

Л а п п о С.Д. Океанографический справочник арктических морей СССР (Общая лоция). М.; Л., 1940. 182 с.

Л е б е д е в В.Л. Граничные поверхности в океане. М., 1986. 187 с.

Л е о н т ь е в О.К. Геоморфология морских берегов и дна. М., 1955. 378 с.

Л и м б е р г Е.Л. Количество бактерий и бактериальные процессы в прибрежной полосе Баренцева моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1941. Т. 7, № 2. С. 221-238.

Л и м б е р г-Р у б а н Е.Л. Микробиологические процессы в грунтах литорали Восточного Мурмана // Тр. МБС АН СССР. 1955. Т. 2. С. 87-93.

Л и ф ш и ц А.В., Б о б р о в Ю.А., Ф о м и н О.К., Х р о м о в В.М. Применение информационно-логического анализа для исследования взаимодействий в экосистемах // Тез. докл. „I Всесоюз. конф. по мор. биологии". Владивосток, 1977. С. 165.

Л и ф ш и ц А.В., Х р о м о в В.М., Ф о м и н О.К. Применение теории графов для изучения видовой структуры планктонного сообщества прибрежья Баренцева моря // Тез. докл. III симпоз. „Теоретические и методологические основы комплексного изучения и освоения шельфов". Л., 1978. С. 168-169.

Л и ф ш и ц А.В., Ф о м и н О.К., Х р о м о в В.М. Сезонные видовые комплексы тинтиннид (Tintinnidae, Ciliata) прибрежья Баренцева моря // Закономерности биопродукционных процессов в Баренцевом море. Апатиты, 1978. С. 64-71.

Л у б н ы-Г е р ц ы к Е.А. Сезонные изменения распределения зоопланктона в зоне фронтов Куросио: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971. 20 с.

Л ю б и щ е в А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М., 1982. 278 с.

Л я х С.П. Адаптация микроорганизмов к низким температурам. М., 1976. 160с.

М а н т е й ф е л ь Б.П. Планктон и сельдь в Баренцевом море // Тр. ПИНРО. 1941. Вып. 7. С. 125-218.

М а н т е й ф е л ь Б.П. Вертикальные миграции морских организмов. 1. Вертикальные миграции кормового зоопланктона // Тр. Ин-та морфологии животных. 1959. Вып. 13. С. 62-117.

М а р т и Ю.Ю. Миграции морских рыб. М., 1980. 248 с.

М а р ч у к Г.И. Математическое моделирование в проблеме окружающей среды. М., 1982. 320 с.

М а т е м а т и ч е с к о е м о д е л и р о в а н и е водных экологических систем. Иркутск, 1978. 147 с.

М а т т е р Д.С. Сейсмические изображения границ литосферных плит // В мире науки. М., 1986. С. 28-39.

М а т и ш о в Г.Г. Дно океана в ледниковый период. Л., 1984. 176 с.

М а т и ш о в Г.Г. Эколого-географические проблемы северных морей (на примере Баренцева моря) // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1986а. № 5. С. 30-38.

М а т и ш о в Г.Г. Современные тенденции изучения экологии полярных морей Арктики // Тез. докл. Всесоюз. конф. „Экология и биопродуктивность Баренцева моря". Мурманск, 1986б. С. 1-5.

М а т и ш о в Г.Г. Мировой океан и оледенение Земли. М., 1987а. 270 с.

М а т и ш о в Г.Г. Общие проблемы кайнозойской экологии полярных морей // Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. „Проблемы четвертичной палеогеографии северных морей". Апатиты, 1987б. С. 73-76.

М е л ь н и к о в И.А. Экосистема арктического дрейфующего льда // Биология Центрального Арктического бассейна. М., 1980. С. 61-97.

М е с я ц е в И.И. Моллюски Баренцева моря // Тр. Гос. океаногр. ин-та. 1931. Т. 1, вып. 1. С. 3-168.

М и л о с л а в с к а я Н.М. Некоторые материалы о связях бентоса и планк-

тона в прибрежье Восточного Мурмана // Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. Мурманск, 1961. С. 186-195.

Мишустина И.Е. Сравнительная характеристика микрофлоры прибрежных почв, донных осадков литорали и воды Баренцева моря // Экологические исследования песчаной литорали. Апатиты, 1976. С. 80-96.

Мишустина И.Е., Мицкевич И.Н. Распространение гетеротрофных микроорганизмов в Гренландском море // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1963. № 6. С. 914-921.

Мишустина И.Е., Спивак Г.В., Рау Э.И., Филиппов М.Н. Исследование морских организмов в растровом электронном микроскопе методом „скафандра" // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1980. № 3. С. 395-401.

Моисеев П.А., Нейман А.А. Биологическая и промысловая продуктивность океана // Промысловая океанография. М., 1986. С. 37-40.

Мокиевский О.Б. Биогеоценотическая система литорали // Океанология. 1969. Т. 9, вып. 2. С. 211-222.

Мордасова Н.В., Федосов М.В. О содержании хлорофилла и феофитина в воде и льдах Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1972. Вып. 4. С. 129-147.

Морецкий В.Н. О методике гидрологических наблюдений в районе полярного гидрофронта // Тр. ААНИИ. 1966. Т. 269. С. 100-103.

Муромцев А.М. Опыт районирования Мирового океана. Л., 1951. 231 с.

Мухин А.И. Тепловое состояние вод южной части Баренцева моря в 1948-1973 гг. // Тр. ПИНРО. 1975. Вып. 35. С. 66-71.

(Мухин А.И., Двинина Е.А.). Mukhin A.I., Dvinina E.A. Hidrographic conditions in the boundari area between the Norwegian and Barents seas in spring / summer 1980 // Ann. biol. Cons. internat. explor. mer. 1983. Vol. 37. P. 59-60.

(Мухина Н.В.). Mukhina N.V. Distribution and abundance of early stages of cod, haddock and deepwater redfish in April-July 1980 // Ann. biol. Cons. internat. explor. mer. 1983. Vol. 37. P. 256-259.

(Мухина Н.В.). Mukhina N.V. Distribution and abundance of early stages of cod and haddock during April-July 1981 // Ann. biol. Cons. internat. explor. mer. 1984. Vol. 38. P. 240-242.

Надсон Г.А. Избранные труды. М., 1967. Т. 1. 450 с.

Наумов А.Д., Бабков А.И., Федяков В.В. Биоценозы губы Колвица Кандалакшского залива Белого моря // Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л., 1986. С. 91-122.

Некрасов А.В. Кинематический анализ приливов и роль В.В. Тимонова в его развитии // Океанология. 1970. Т. 10, вып. 5. С. 774-777.

Некрасов А.В. Влияние ПЭС на режим приливных колебаний // Приливные электростанции. М., 1987. 296 с.

Несис К.Н. Фареро-Исландский порог как зоогеографическая граница для донной фауны // Докл. СССР. 1958. Т. 122, № 6. С. 1011-1013.

Несис К.Н. Биоценозы и биомасса бентоса Ньюфаундленско-Лабрадорского района // Тр. ВНИРО. 1965. Т. 57. С. 453-489.

Несис К.Н. Гипотеза о причине возникновения западно- и восточно-арктических ареалов морских донных животных // Биология моря 1983. № 5. С. 3-13.

Никитина Н.С. Влияние животного и растительного населения литорали на бактериальный состав грунтов // Докл. АН СССР. 1955. Т. 102, № 5. С. 1031-1035.

Никитина Н.С. Распад органических остатков на литорали Баренцева моря // Тр. МБС АН СССР. 1958. Т. 4. С. 18-41.

Новикова Н.С. Некоторые данные по пищевым рационам трески и пикши Баренцева моря // Докл. АН СССР. 1962. Т. 146, № 4. С. 960-962.

Новикова Н.С. Некоторые вопросы питания и кормового поведения трески и пикши Баренцева моря // Тр. ММБИ. 1965. Вып. 7 (11). С. 3-47.

Новикова Н.С., Михалкович В.И. Опыт многосуточных наблюдений за питанием трески и пикши Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1963. Вып. 15. С. 131-148.

Новицкий В.П. О трансформации и формировании типов вод северной части Баренцева моря // Проблемы Арктики. 1959. Вып. 7. С. 15-23.

Норвилло Г.В., Антонов С.Г. Ихтиопланктонные исследования в прибрежье Мурмана // Тез. докл. Всесоюз. конф. „Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря". Мурманск, 1986. С. 214-215.

Н о с и к Л.П. Методы и аппаратура для исследования включений минералсодержащих сред. М., 1980. С. 155-178.

О д и н ц о в В.С. Биологическая фиксация азота в заливе Восток Японского моря: Автореф. дис. канд. биол. наук. Владивосток, 1983. 20 с.

О д у м Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.

О д у м Ю. Экология. М., 1986. Т. 1. 328 с. Т. 2. 376 с.

О р а д о в с к и й С.Г. Изучение биогенного химического состава льдов Баренцева моря // Бонитет Мирового океана. М., 1972. Вып. 1. С. 65-73.

П а в л о в а Л.Г. Динамика содержания биогенных элементов в иловой воде отложений литорали Дальнего Пляжа // Физико-химические условия формирования биологической продукции Баренцева моря. Апатиты, 1980. С. 53-60.

Павлова Л.Г. Геохимия донных осадков шельфа и седиментогенез в прибрежной зоне // Жизнь и условия ее существования в бентали Баренцева моря. Апатиты, 1986. С. 27-38.

П а в л о в а Л.Г. Геохимия иловых вод в экологии моря // Палеогеография и палеоэкология Баренцева и Белого морей в четвертичный период. Апатиты, 1987. С. 62-84.

П а в ш т и к с Е.А. Сезонные изменения в планктоне и кормовые миграции сельди // Тр. ПИНРО. 1956. Вып. 9. С. 93-123.

П а в ш т и к с Е.А. О количестве зоопланктона в высоких широтах Северного Ледовитого океана и его роль в жизненном цикле рыб // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М., 1987. С. 60-90.

П а н т ю л и н А.Н. Взаимодействие океана с водами материкового стока // Взаимодействие океана с окружающей средой. М., 1983. С. 129-154.

П а р и н к и н а О.М. Бактериальная продукция в почвах тундры // Soil organisms and decomposition in tundra. Stockholm, 1974, P. 65-78.

П е с е г о в В.Г. Распределение сапрофитного бактериобентоса в юго-западной части Баренцева моря летом 1986 г. // Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. „Проблемы четвертичной палеэкологии и палеогеографии северных морей". Апатиты, 1987. С. 90-91.

П е т р о в А.И. Тензорная методология в теории систем. М., 1985. 153 с.

П и а н к а Э. Эволюционная экология. М., 1981. 400 с.

П о н о м а р е н к о В.П., Х о х л и н а Н.С., С о р о к и н а Г.Б. Нерест трески у берегов Мурмана в 1967 и 1968 гг. // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Мурманск, 1970. Вып. 16, ч. 1. С. 132-142.

(П о н о м а р е н к о И.Я., Я р а г и н а Н.А.). P o n o m a r e n k o I.Ya., Y a r a g i n a N.A. Seasonal, local and year-toyear variations in the feeding of Barents Sea cod on shrimp // ICES C.M. 1984/G.N7. P. 1-20.

П о н о м а р е н к о И.Я., Я р а г и н а Н.А. Сезонная и многолетняя динамика встречаемости мойвы (Mallotus villosus villosus) в питании трески Баренцева моря // Питание и обеспеченность пищей рыб на разных стадиях как фактор формирования их численности, роста и скоплений. М., 1985. С. 19-28. (Тр. ВНИРО).

П о р е ц к и й В.С. Диатомовые плавучих льдов Печорского моря // Изв. ГГО. 1939. Т. 71, № 10. С. 1536-1552.

П р и г о ж и н И. От существующего к возникающему. М., 1985. 386 с.

П р и г о ж и н И., С т е н г е р с И. Порядок их хаоса. Новый диалог человека с природой. М., 1986. 430 с.

Р а з у м о в А.С. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха // Микробиология. 1932. Т. 1, вып. 2. С. 131-136.

Р а с с Т.С. Нерест мойвы Mallotus villosus Müller Баренцева моря // Тр. ГОИН. 1933. Т. 4, вып. 1. С. 3-28.

Р а с с Т.С. Материалы о размножении трески Gadus morhua morhua L. и о распределении ее икринок, личинок и мальков в Баренцевом море // Тр. ВНИРО. 1949. Т. 17. С. 67-156.

Р е й Ф., Ш у л д а л Х.Л., С л а г с т а д Л. Первичная продуктивность в связи с климатическими изменениями в Баренцевом море // Влияние океанологических условий на распределение и динамику популяций промысловых рыб Баренцева моря. Мурманск, 1987. С. 28-55.

Р е л и к т о в о е о з е р о М о г и л ь н о е. / Отв. ред. В.И. Гуревич и Р.Я. Цееб. Л., 1975. 298 с.

Р и к л е в с Р. Основы экологии. М., 1979. 424 с.

Р о д и н а А.Г. Методы водной микробиологии (Практическое руководство). М.; Л., 1965. 355 с.

Р о м а н к е в и ч Е.А. Геохимия органического вещества в океане. М., 1977. 256 с.

Р о м а н к е в и ч Е.А., Д а н ю ш е в с к а я А.И., Б е л я е в а А.Н., Р у с а н о в В.П. Биогеохимия органического вещества арктических морей. М., 1982. 240 с.

Р о у х и я й н е н М.И. Закономерности развития фитопланктона южной части Баренцева моря // Вопросы биоокеанографии. Киев, 1967. С. 84-94.

Р у с а н о в Н.И., Г а л а к т и о н о в К.В. Сезонная динамика развития и размножения партенит Podocotyle atomon (Rudolphi, 1802) (Trematoda: Opecoelidae) в литоральных моллюсках Баренцева моря // Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты, 1984. С. 41-51.

(Р ы ж о в В.М.). R y z h o w V.M. Seasonal dynamics of the phytoplankton development in eastern Barents sea // ICES C.M. 1978/L. N 8. P.1-7.

(Р ы ж о в В.М.). R y z h o w V.M. Featores of phytoplankton development in the Murmansk Current (the Barents sea) // ICES C.M. 1980/L. N 9. P. 1-15.

С в и р е ж е в Ю.М., Л о г о ф е т Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М., 1978. 352 с.

С е й д о в Д.Г. Моделирование синоптической и климатической изменчивости океана. Л., 1985. 207 с.

С е л и в е р с т о в А.С. Скорость и направление дрейфа личинок сельди в районе Норвежского мелководья в марте-апреле 1968 г. // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Мурманск, 1970. Вып. 16, ч. 1. С. 240-253.

С е л и в е р с т о в А.С., П е н и н В.В. О скорости дрейфа личинок сельди в районе Норвежского мелководья в марте-апреле 1969 г. // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Мурманск, 1974. Вып. 21. С. 101-108.

С е л и в е р с т о в а Е.И. Эффективность нереста атлантическо-скандинавской сельди в 1973-1977 и 1980 гг. // Биология и промысел пелагических рыб Северного бассейна. Мурманск, 1983. С. 37-51.

С е м е н о в В.Н. Принципы экологической экспертизы в связи с перспективами морского гидротехнического строительства на Севере // Географические проблемы изучения и освоения арктических морей. Л., 1985. С. 86-87.

С е м е н о в В.Н. Краткий очерк зоогеографии бентоса Баренцева моря и система биогеографических характеристик для северных морей // Жизнь и условия ее существования в бентали Баренцева моря. Апатиты, 1986а. С. 71-79.

С е м е н о в В.Н. Экологическая классификация морских краевых бассейнов умеренной и субарктической зоны // Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря. Мурманск, 1986б. С. 23-25.

С е м е н о в В.Н. Фаунистическое районирование шельфа северных морей и современный статус Баренцева моря // Проблемы четвертичной палеоэкологии и палеогеографии Баренцева и Белого морей. М., 1988. С. 136-141.

С е м е н о в В.Н., Ж у к о в Е.И., З а м и л а т с к а я Е.К. и др. Изоляция морских краевых бассейнов на Севере: теоретические и прикладные аспекты // Проблемы четвертичной палеоэкологии и палеогеографии Баренцева и Белого морей. Мурманск, 1985. С. 122-124.

С е м е н о в В.Н., Ж у к о в Е.И., К о н д а к о в А.А., М о к и е в с к и й В.О. Некоторые экологические последствия сооружения приливной электростанции в губе Кислой Баренцева моря // Природная среда и биологические ресурсы морей и океанов. Л., 1984. С. 40-41.

С е м е н о в В.Н., Ж у к о в Е.И., К о н д а к о в А.А., З а м и л а т с к а я Е.К. и др. Типы краевых морских бассейнов Севера в связи с проблемой их изоляции и зарегулирования // Тез. докл. „У съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва". 1986. Ч. 1. С. 37-39.

С е р г и е в с к и й С.О. Анализ зараженности беломорских популяций полиморфного моллюска Littorina obtusata партенитами трематод // Паразитология. 1985. Т. 33. С. 99-124.

С е р г и е в с к и й С.О., Г р а н о в и ч А.И., М и х а й л о в а Н.А. Неравномерное распределение на литорали моллюсков Littorina obtusata и L. saxatilis (Gastropoda: Prosobranchia), зараженных партенитами трематод // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 6. С. 929-931.

С е р г и е в с к и й С.О., Г р а н о в и ч А.И., М и х а й л о в а Н.А. Влияние трематодной инвазии на выживаемость моллюсков Littorina obtusata и L. saxatilis в условиях экстремально низкой солености среды // Паразитология. 1986. Т. 20, вып. 3. С. 202-207.

Серебряков В.П. и др.) Serebryakov V.P., Borisov V.M., Aldonov V.K. Population fecundity and abundance of year classes of the Arcto-Norwegian cod // Proc. Soviet-Norwegian symposium on reproduction and recruitmudt of Arctic cod. Leningrad, 1983. P. 139-156.

(Серебряков В.П. и др.) Serebryakov V.P., Ushakov N.Y., Aldonov V.K., Astaf'eva A.V. Sea capelin in the 1972-1984 // Proc. Soviet-Norwegian symposium on the Barents sea capelin. Bergen, 1984. P. 25-30.

Симонов А.И. Гидрология и гидрохимия вод приглубного устьевого взморья в морях без приливов. Л., 1969. 260 с.

Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1981. 408 с.

Скарлато О.А., Голиков А.Н. Биология (Северный Ледовитый океан) // Северный Ледовитый и Южный океаны. Л., 1985. С. 102-119.

Словарь общегеографических терминов / Под ред. Л.Д. Стампа. М., 1975. Т. 1. С. 1-407; 1976. Т. 2. С. 1-394.

Соколова Е.В. Материалы к гидрологии Бабьего моря // Исслед. морей СССР. Л., 1934. Вып. 20. С. 33-42.

Сорокин Ю.И. Черное море. М., 1982. 216 с.

Сорокин Ю.И. Об интенсивности потребления минерального фосфата микропланктоном // Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана (биология, физика, химия). М., 1984. С. 100-109.

Спивак Г.В., Рау Э.И., Карелин Н.М., Мишустина И.Е. Растровая электронная микроскопия влажных, живых и замороженных объектов // Изв. АН СССР. Сер. физич. 1977. Т. 41, № 11. С. 2238-2251.

Стрельцов В.Е., Агарова И.Я. О зональности распределения фауны на литоральных отмелях Мурмана // Экологические исследования песчаной литорали. Апатиты, 1976, С. 67-79.

Стрельцов В.Е., Агарова И.Я., Петухов В.А. Зообентос и оценка органического вещества в морских донных осадках песчаной литорали Дальнего Пляжа (Баренцево море) // Донные отложения и биогеоценозы Баренцева и Белого морей. Апатиты, 1974. С. 129-141.

Степанов В.Н. Мировой океан. Динамика и свойства вод. М., 1974. 256 с.

Степанов В.Н. Природа Мирового океана. М., 1982. 191 с.

Степанов В.Н. Океаносфера. М., 1983. 270 с.

Суховей В.Ф. Моря Мирового океана. Л., 1986. 288 с.

Сущеня Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск, 1975. 214 с.

Сысоева Т.К. Питание личинок и пелагических мальков трески Аркто-Норвежского стада // Матер. сессия уч. совета ПИНРО по результ. исслед. в 1962-1963 гг. Мурманск, 1964. С. 65-72.

Сысоева Т.К. Питание и выживание личинок баренцевоморской трески // Тр. ПИНРО. 1973. Вып. 33. С. 82-103.

Сысоева Т.К. Значение условий питания для выживания личинок трески и пикши Аркто-норвежского стада // Тез. докл. Всесоюз. конф. „Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития". Мурманск, 1974. С. 211-212.

Сысоева Т.К., Базлова Л.Г. Материалы по питанию личинок и пелагических мальков баренцевоморской пикши в 1959-1961 гг. // Тр. ПИНРО. 1967. Вып. 20. С. 65-82.

Танцюра А.И. Сезонные изменения течений Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1973. Вып. 34. С. 108-112.

Теплинская Н.Г. Бактериопланктон и бактерии-деструкторы органического вещества // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты, 1985. С. 74-98.

(Теплинская Н.Т., Дударенко О.Н.) Teplinskaya N.G., Dudarenko O.N. The bacterioplankton of the Barents and Kara seas // ICES C.M. 1984/L. N 4. P. 1-18.

Теплинская Н.Г., Москвина М.И. Бактериопланктон Кандалакшского залива Белого моря // Биология моря. 1987а. № 5. С. 32-37.

Теплинская Н.Г., Москвина М.И. Экологические группы в сапрофитном бактериопланктоне Баренцева и Белого морей // Комплексные океанологические исследования Баренцева и Белого морей. Апатиты, 1987б. С. 71-84.

Т е п л и н с к а я Н.Г., М а т и а ш в и л и Б.В., М а к а р е в и ч Т.А. Летний бактериопланктон и бактериобентос вблизи м. Картеш (Белое море) // Тез. докл. III региональной конф. „Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря". Кандалакша, 1987. Т. 2. С. 240-242.

(Т е р е щ е н к о В.В.) T e r e s h e n k o V.V. Temperature regim of the Barents sea in 1982 // Ann. biol. Cons. internat. explor. mer. 1985. Vol. 39. P. 35-38.

Т и м о н о в В.В. О водообмене между Белым и Баренцевым морями // Тр. Ин-та по изуч. Севера. 1929. Вып. 40. С. 269-298.

Т и м о н о в В.В. Схема общей циркуляции Бассейна Белого моря и происхождение его глубинных вод // Тр. ГОИН, 1947. Вып. 1(13). С. 118-131.

Т и м о н о в В.В. О кинематическом анализе приливов // Тр. ГОИН. 1959. Вып. 37. С. 185-204.

Т и м о ф е е в В.Т. Водные массы Норвежского и Гренландского морей и их динамика // Тр. ААНИИ. 1944. Т. 183. С. 1-263.

Т и м о ф е е в С.Ф. Вертикальное распределение эвфаузиид Баренцева моря // Тез. докл. „Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря". Мурманск, 1986. С. 91-93.

Т и м о ф е е в С.Ф. Влияние некоторых абиотических факторов на смертность яиц эвфаузииды Thysanoessa raschi (M. Sars) (Crustacea:Euphausiacea)// Комплексные океанологические исследования Баренцева и Белого морей. Апатиты, 1987. С. 90-94.

У и т т е к е р Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 325 с.

У с а ч е в П.И. Биологический анализ льдов // Докл. АН СССР. 1938. Т. XIX, вып. 8. С. 643-646.

У с а ч е в П.И. Микрофлора полярных льдов // Тр. ИОАН СССР. 1949. Т. III. С. 216-259.

У с п е н с к а я А.В. Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. М.; Л., 1963. 128 с.

У р б а х В.Ю. Биометрические методы. М., 1964. 415 с.

У ш а к о в П.В. Литораль Охотского моря // Докл. АН СССР. 1951. Т. 76, № 1. С. 127-130.

Ф и л а т о в а З.А. Зоогеографическое районирование северных морей по распространению двустворчатых моллюсков // Тр. ИОАН СССР. 1957. Т. 23. С. 195-215.

Ф и л а т о в Н.Н. Динамика озер. Л., 1983. 166 с.

Ф е д о р о в В.Д. Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1974. № 3. 402 с.

Ф е д о р о в В.Д., Б о б р о в Ю.А. Сезонные изменения показателей продуктивности фитопланктона Белого моря // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1977. № 1. С. 104-112.

Ф е д о р о в К.Н. Физическая природа и структура океанических фронтов. Л., 1983. 286 с.

Ф е д о р о в К.Н. Условия стратификации и конвекция в воде солевых пальцев в океане // Докл. АН СССР. 1984. Т. 275, № 3. С. 749-754.

Ф и л и м о н о в а Л.В. Трематоды фауны СССР. Нотокотилиды. М., 1985. 127 с.

Ф о м и н О.К. Структурные особенности зоопланктонного сообщества прибрежья Баренцева моря в весенний период // Биология северных морей европейской части СССР. Апатиты, 1977. С. 3-15.

Ф о м и н О.К. Некоторые динамические характеристики зоопланктона в прибрежье Мурмана // Закономерности биопродукционных процессов в Баренцевом море. Апатиты, 1978. С. 72-91.

Ф о м и н О.К. Использование зоопланктона для биоиндикации водных масс в прибрежной зоне Восточного Мурмана // Физико-химические условия формирования биологической продукции Баренцева моря. Апатиты, 1980. С. 80-88.

Ф о м и н О.К. Пространственно-временная структура зоопланктонного сообщества прибрежной зоны Восточного Мурмана // Тез. докл. „IУ съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва". Киев, 1981. Ч. 1. С. 96-97.

Ф о м и н О.К. Структура популяции calanus finmarchicus Gunner, 1756 из прибрежной зоны Восточного Мурмана: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1984. 24 с.

Ф о м и н О.К. Качественный состав зоопланктона // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты, 1985. С. 126-134.

Х а й л о в К.М. Околограничные явления в водоемах и перспективы их использования в биотехнологии // Экология. 1982, № 6. С. 3–9.

Х л е б о в и ч В.В. К биологической типологии эстуариев Советского Союза // Гидробиологические исследования эстуариев. Л., 1986а. С. 5-16. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 141).

Х л е б о в и ч В.В. Вопросы биологической типологии эстуариев Советского Союза // Тез. докл. „У съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва". 1986б. Ч. 1. С. 125-126.

Х м е л е в а Н.Н. Закономерности размножения и генеративная продукция ракообразных: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 1985. 51 с.

Х о м я к о в а Н.Б. Питание баренцевоморских эвфаузиид в зимний период // Тез. докл. „Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря". Мурманск, 1986. С. 97–98.

Ц е т л и н А.Б. Фауна и распределение многощетинковых червей Белого моря: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1981. 22 с.

Ц у р и к о в В.Л. Жидкая фаза в морских льдах. М., 1976. 210 с.

Ц у р и к о в В.Л., В е д е р н и к о в В.И. Фотосинтез водорослей в ледовых условиях // Биология моря. 1978. Т. 3. С. 3-10.

Ц ы б а н ь В.Э. Бактерии рода Erythrobacter // Биол. науки. 1986. № 2. С. 90–93.

Ч у б р и к Г.К. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей // Жизненные циклы паразитических червей северных морей. Л., 1966. С. 78–159.

Ш и д л о в с к и й А. Материалы по фауне гидроидов Арктических морей. – 1. Гидроиды Белого моря у берегов Соловецких островов // Тр. О-ва испыт. прир. при Харьков. Унив. 1901. Т. 34. 230 с.

Ш и р ш о в П.П. Сезонные явления в жизни фитопланктона полярных морей в связи с ледовым режимом // Тр. Арктического ин-та. 1937. Т. 82. С. 47-111.

Ш о р ы г и н А.А. Иглокожие Баренцева моря // Тр. Плавморнина. 1928. Т. 1, вып. 8. С. 1-128.

Ш у ш к и н а Э.А., Л е б е д е в а Л.П. Трофические связи в планктонных сообществах разных по продуктивности тропических районов Тихого океана // Океанология. 1984. Т. 24, вып. 6. С. 986–991.

Ш у ш к и н а Э.А., Л е б е д е в а Л.П. Продуктивности пелагических сообществ // Биологические ресурсы океана. М., 1985. С. 122-132.

Ш у ш к и н а Э.А., В и н о г р а д о в М.Е., Л е б е д е в а Л.П., У м н о в А.А. Энергетика и структурно-функциональная характеристика планктонных сообществ Черного моря (осенний период 1978 г.) // Экосистемы пелагиали Черного моря. М., 1980. С. 223-242.

Ш о т т В., Х о п п е Т., Б л е й к В., Г р о с в а л ь д М. О распространении позднеплейстоценового обледенения в Европейской Арктике // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1968. № 5. С. 41–54.

Ш у л е й к и н В.В. Физика моря. Т. 1. М.; Л., 1933. 432 с.

Ш у л ь м а н С.С., Д о б р о в о л ь с к и й А.А. Паразитизм и смежные с ним явления // Паразитологический сборник. Л., 1977. Т. 27. С. 230-242.

Щ у к и н И.С. (сост.) Четырехъязычный энциклопедический словарь терминов по физической географии. М., 1980. 703 с.

Ю д а н о в И.Г. Исследования нерестилищ атлантическо-скандинавских сельдей // Тр. ПИНРО. 1963. Вып. 14. С. 5-48.

Ю д а н о в И.Г. Состояние запасов атлантическо-скандинавских сельдей и перспективы их промысла в Норвежском море в 1967-1970 гг. // Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна. Мурманск, 1968. Вып. 11. С. 110-117.

Я р а г и н а Н.А. Суточные ритмы питания и рационы трески при откорме эвфаузиидами // Питание и обеспеченность пищей рыб на разных стадиях как фактор формирования их численности, роста и скоплений. М., 1985. С. 19-28.

Я ш н о в В.А. Планктическая продуктивность северных морей СССР. М., 1940. 78 с.

A i r y G.B. Tides and waves // Encyclopedia Metropolitana. Pt 5. London, 1845. P. 645-647.

A l v h e i m O. Investigations on capelin larvae off northern Norway and in the Barents sea in 1981-1984 // Proc. of the Soviet-Norwegian symposium on the Barents sea capelin. Bergen, 1984. P. 171-184.

A p p e l l ö f A. Uber die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Verbreitung mariner Tierformen // Verhandl. des 8 Internat. Zool. Kongr. zu Gras. Jena, 1912. S. 5-9.

B ä m s t e d t U., E r v i k A. Local variations in size and activity among Calanus finmarchicus and Metridia longa (Copepoda, Calanoida) overwintering on the west coast of Norway // J. Plankton Res. 1984. Vol. 6, N 5. P. 843-857.

B a r t o l i P. Modification de la croissance et du comportement de Veneripus aurea parasité par Gymnophallus fossarum P. Bartoli, 1965 (Trematoda, Digenea) // Haliotis. 1976-1978. Vol. 7. P. 23-28.

B a u d o i n M. Host castration as a parasitic strategy // Evolution. 1975. Vol. 29. P. 335-352.

B e a u c h a m p P., d e. Aperçu sur la repartition des êtres dans la zone de marée à Roscoff // Bull. Soc. Zool. de France. 1914. Vol. 29, N 3. P. 29-43.

B e t h e l W.M., H o l m e s G.C. Increased vulnerability of amphipods to predation owing to altered behavior induced by larval acanthocephalans // Can. J. Zool. 1977. Vol. 55. P. 110-115.

B j o r k e H., S u n d b y S. Distribution and abundance of post larval northeast Arctic cod and haddock // Proc of the Soviet-Norwegion simposium on reproduction and recruitment of Arctic cod. Leningrad, 1983. P. 72-98.

B r a a r u d T., R u u d J.T. The hydrographic conditions and aeration of the Oslo Fjord 1933-34 // Hvalrad. Skr. 1937. N 15. P. 1-56.

B r a t t e g a r d T. The natural history of the Hardangerfjord. 7. Horisontal distribution of the fauna of rocky ahores // Sarsia. 1966. N 22. P. 1-54.

C a p o n e D.G., B a u t i s t a M.F. A groundwater source of nitrate in nearshore marine sediments // Nature. 1985. Vol. 313. P. 214-216.

C a r e y A.G.,Jr. Particle flux beneath fast ice in the shallow southwestern Beaufort sea, Arctic ocean // Mar. Ecology Prog. Ser. 1987. Vol. 40, N 3. P. 247-257.

C o l m a n J. The nature of the intertidal zonation of plants and animals // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1933. Vol. 18. P. 435-476.

C r a n H.H. Diatomacea from the ice-floes and plankton of the Arctic ocean // The Norwegian North Polar Expedition 1893-1896, Scientific Results 1904. Vol. 4, N 11. P. 3-74.

C s a n a d y G.T. With effects on surface to bottom fronts // J. Geophys. Res. 1978. Vol. 83, N C9. P. 4633-4640.

C u r t i s L.A. Vertical distribution of an estuarine snail altered by a parasite // Science. 1987. Vol. 235, N 4795. P. 1509-1511.

D a h l b ä c k B., G u n n a r s s o n L.A.H., H e r m a n s s o n M., K j e l l e b e r g St. Microbial investigations of surface microlayers, water column, ice and sediment in the Arctic ocean // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1982. Vol. 9, N 1. P. 101-109.

D a y J.H. The ecology of South African estuaries. 1. A review of estuarine conditions in general // Trans. Roy. Soc. S. Africa. 1951. N 33. P. 53-91.

D e f a n t A. Untersuchungen über die Gezeitenerscheinungen in Mittel- und Randmeeren, in Buchten und Kanälen // Denkschriften der Wiener Akademie. 1919. Bd 96. P. 151-213.

D e n m a n K.L., P o w e l l T.M. Effects of physical processes on planktonic ecosystems in the coastal ocean // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1984. Vol. 22. P. 125-168.

D o o d s o n A.T., W a r b u r g H.D. Admiralty manual of tides. London, 1941. 402 P.

D o t y M.S. Critical tide factors that are correlated with the vertical distribution of marine algae and other organisms along the Pacific coast // Ecology. 1946. Vol. 27, N 2. P. 315-328.

D u R i e t z G.E. Das limnologisch-talassologische Vegetations-Stufensystem // Verh. internat. Verh. theor. u. angew. Limnologie. 1940. Bd 9.

D y b e r n B.I. Topography and hydrography of Kviturdvikpollen and Vagsböpollen on the west coast Norway // Sarsia. 1967. N 30. P. 1-28.

E k m a n S. Begrundung einer statistischen Methode in der regionalen Tiergeographie nebst einer Analyse der palaarktischen Steppen-und Mustenfauna // Nova acta reg. soc. sci. upsal. 1940. Ser. 4, Vol. 12, fasc. 2, P. 1-117.

E l l e r t s e n B., S o l e m d a l P., S t r o m m e T., S u n d b y S., T i l s e t h S., W e s t g a r d T., O i e s t a d V. Spauning period, transport and dispersal of eggs from the spauning area of arcto-norwegian cod (Gadus morhua L.) // Rapp. et proc.-verb. rèun. Cons. internat. explor. mer. 1981. Vol. 178. P. 260-267.

E m e r s o n C.W., R o f f J.C., W i l d i s h D.J. Pelagic-benthic emergy coupling at the mouth of the Bay of Fundy // Ophelia. 1986. Vol. 26. P. 165-180.

E n g l u n d A. Pflanzenverteilung auf den Meeresufern von Gotland // Acta Botanica Fennica, 1942. Vol. 32.

E s t u a r i e s. Washington, 1967. Publ. N 83. 757 p.

E v a n s R.G. The intertidal ecology of Cardigan Bay // J. Ecology. 1947. Vol. 34, N 2. P. 273-309.

E v a n s R.G. The intertidal ecology of some loca ities on the Atlantic coast of France // J. Ecology. 1957. Vol. 45, N 1. P. 245-271.

E w i n g W.H., F i f e M.A. Enterobactera agglomerans (beijerinck) comb. nov. // Int. Syst. Bacteriol. 1972. N 22. P. 4-11.

F e n s h e l T., J o r g e n s e n B. Detritus food chains of aquatic ecosystems: the role of bacteria // Advances in microbial ecology. 1972. Vol. 1. P. 1-58.

F i n d e n e g g I. Limnologische Untersuchungen im Karnther Seengebite. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhaushaltes in Alpenseen // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 1935. N 32. P. 369-423.

F o r b e s E. Map of the distribution of marine life illustrated chiefly by fishes, molluscs and Radiata // The physical atlas of natural phenomena. Edinburgh, London, 1856. Pl. 31.

G a d e H.G. Some hydrographic observations of the inner Oslofjord during 1959 // Hvalrad. Skr. 1963. N 46. P. 1-63.

G o l d m a n J.C., C a r o n D.A., A n d e r s e n O.K., D e n n e f f M.R. Nutrient cycling in a microflagellate food chain: I. Nytrogen dynamics // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1985. Vol. 24, N 3. P. 231-242.

G r a n H.H. Diatomaceae from the ice-floes and plankton of the Arctic ocean // The Norwegian North Polar Expedition 1893-1896. Scientific results edited by Frithjof Nansen. 1904. Vol. 4, N 11. P. 3-74.

G r e g o r y J.W. The nature and origin of fjords. London, 1913. 543 P.

G r e g o r y J.W. The fjords of the Hebrides // Geogr. J. 1927. Vol. 69, N 1. P. 13-47.

H a s s e l A. Seasonal changes in zooplankton composition in the Barents sea, with special attention to Calanus spp. (Copepoda) // J. Plankton Res. 1984. Vol. 8, N 2. P. 329-339.

H ä k k i n e n S. Coupled ice-ocean dynamics in the marginal ice zone: upwelling/downwelling and eddy generation // J. Geophys. Res. 1986. Vol. 91, N 1. P. 819-832.

H e a p s N.S., A d a m s Y.A. Non-linearities associates with physical and biochemical processes in the sea // Modelling of Marine Systems, Amsterdam etc., 1975. P. 113-126.

H e l l u y S. Relations hotes-parasite du trématode Microphallus papillorobustus (Rankin, 1940). 1. Pénetration des ceraires et rapports des métacercaires aves le tissu nerveux des Gammarus, hôtes intermédiaires // Ann. Parasitol. Hum. Comp. 1982. Vol. 57, N 3. P. 263-270.

H e l l u y S. Un mode de favorisation de la transmission parasitaire: la manipulation du compertement de l'hote intermédiaire // Rev. Ecol. (Terre Vie). 1983. Vol. 38. P. 211-223.

H e r m a n A.W., S a m e o t o D.D., L o n g h u r s t A.R. Vertical and horizontal distribution pattern of copepods near the shelf break south of Nova Scotia // Can. J. Fish. AOuat. Sci. 1981. Vol. 38, N 9. P. 1065-1076.

H o f s t e n N. Die Echinodermen des Eisfjords // Kungl. Svensk. Vetensk. Acad. Handl. 1915. Bd 54, N 2. S. 1-286.

H o l l i g a n P.M. Biological implications of fronts on the northwest European continental shelf // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1981. Vol. 302, N 1472. P. 547-562.

H o p p e G. Glacial traces on the island of Hopen, Svalbard a correction // Geogr. ann. 1981. Vol. A63, N 1/2. P. 67-68.

H o r n e r R. Sea ice organisms // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1976. Vol. 14. P. 167-182.

H o r n e r R., A l e x a n d e r V. Algal populations in Arctic sea ice an investigation of heterotrophy // Limnol. and Oceanogr. 1972. Vol. 17, N 3. P. 454-458.

H u n t l e y M., S t r o n g K.W., D e n g l e r A.T. Dynamics and community structure of zooplankton in the Davis Strait and Northern Labrador sea // Arctic. 1983. Vol. 36, N 2. P. 143-161.

H u t c h i n s o n G.E. A Treatise on Limnology. Vol. 1. N.Y.; London, 1957. 1015 P.

J a c c a r d P. The distribution of the flora in the alpine zone // New. Phytol. 1911. Vol. II. P. 37-50.

J a m e s B.L. The occurence of Parvatrema homoetecnum sp. nov. (Trematoda: Digenea) in a population of Littorina saxatilis tenebrosa (Mont.) // J. Nat. Hist. 1968. Vol. 2, N 1. P. 21-37.

J e f f r e y S.W. Profiles of photosynthetic pigments in the ocean using thin-layer chromatography // Mar. Biol. 1974. Vol. 26, N 2. P. 101-110.

J e f f r e y S.W., H u m p h r e y G.F. New spectrophotometric equations for determinating ch a, b, c_1 and c_2 in higher plants, algae and natural photoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. 1975. Vol. 167. P. 191-194.

J o r d e I., K l a v e s t a d N. The natural history of the Hardangerfjord. 4. The benthonic algal vegetation // Sarsia. 1963. N 9. P. 1-100.

J o r g e n s e n B.B. A comparison of methods for the quantification of bacterial sulfate reduction in coastal marine sediments. 1. Measurement with radiotracer techniques // Geomicrobiol. J. 1978. Vol. 1. P. 11-27.

K a b a t A. Effects of trematode parasitism on reproductive output of the bivalve Transennella tantilla // Can. J. Zool. 1986. Vol. 64, N 1. P. 267-270.

K e t c h u m B.H. The flushing of tidal estuaries // Sewage Ind. Wastes. 1951. N 23. P. 198-209.

K i n n e O. Salinity-Animals-Invertebrates // Marine Ecology. Vol. 1, pt 2. London etc., 1971. P. 821-995.

L a m b H. Hydrodynamics. London, 1932. 282 P.

L a m o n t a g n e I., C a r d i n a l A., F o r t i e r L. Intertidal microalgal production and auxiliary energy of tides // Mar. Biol. 1986. Vol. 91, N 3. P. 409-419.

L a n e P.A., M c N a u g h t D.C. The analysis of the mathematical niches // Proc. 13-th conf. Great Lake res. Buffalo etc., 1970. Vol. 4. P. 120-132.

L a u c k n e r G. Diseases of Mollusca: Gastropoda // Diseases of marine animals. Vol. 1. Hamburg, 1980. P. 311-424.

L a u c k n e r G. Diseases of Mollusca: Bivalvia // Diseases of marine animals. Vol. 2. Hamburg, 1983. P. 477-961.

L a u c k n e r G. Ecological effects of larval trematode infestation on littoral marine invertebrate populations // Internat. J. Papasitol. 1987. Vol. 17, N 2. P. 391-398.

L a u c o c k R.H. The detrital food chain based on sea weeds. I. Bacterial associated with the surface of Laminaria frondosa // Mar. Biol. 1974. Vol. 25, N 3. P. 223-231.

L e g e n d r e L., D e m e r s S. Auxiliary energy, ergocline and aquatic biological production // Natur. can. 1985. Vol. 112, N 1. P. 5-14.

L e w i n R.A. Flexithrix dorotheae gen. et sp. nov. (Flexibacterales); and suggestions for reclassifying sheathed bactera // Can. J. Microbiol. 1970a. Vol. 16, N 6. P. 511-515.

L e w i n R.A. New Herpetosiphon species (Flexibacterales) // L.C. 1970b. Vol. 16, N 6. P. 517-520.

L e w i n R.A., M a n d e l M. Saprospira toviformis nov. spec. (Elexibacterales) from a New Zealand seashore // L.C. 1970. Vol. 16, N 6. P. 507-510.

M a r a k R.R. Food habits of larvae cod, Haddock and coalfish in the Gulf of Maine and Georges Bank area // J. Cons. perman. internat. explox. mer. 1960. N 25. P. 147-157.

M i d t t u n L., L o e n g H. Climatic variations of the Barents sea // The effect of oceanographic conditions on distribution and population dynamics of commercial fish stocks in the Barents sea. Murmansk, 1986. P. 13-27.

M i l l e r O.K., L a u r s e n G.A. Balowground fungal biomass on US Tundra Biome sites at Barrow, Alaska // Soil organisms and decomposition in tundra. Stockholm, 1974. P. 151-158.

M o o r e G. Altered behavioral responses in intermediate host - an acanthocephalan parasite strategy // Amer. Natur. 1984. Vol. 123, N 4. P. 572-577.

N e u m a n n G. On ocean wave spectra and a new method of forecasting windgenerated sea // Beach Erosion Board Tech. Mem. Washington, 1953. Vol. 43. P. 67-118.

N o j i T., P a s s o w U., S m e t a c e k V. Interaction between pelagial and benthal during autumn in Kiel Bight. 1. Development and sedimentation of phytoplankton blooms // Ophelia. 1986. Vol. 26. P. 333-349.

N o r d g a a r d O. Hydrographical and biological investigations in Norwegian Fjords. Bergen, 1905. 254 P.

N o r t h c o t e T.G., J o h n s o n W.E. Occurence and distribution of sea water in Sakinaw Lake, British Columbia // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1964. Vol. 21, N 5. P. 1321-1324.

N o r t h c o t e T.G., W i l s o n M.S., H u r n D.R. Some caracteristics of Nitinat Lake, an inlet on Vancouver Island, British Columbia // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1964. Vol. 21, N 5. P. 1069-1081.

O r t m a n n A.E. Grundzuge der marinen Tiergeographie. Jena 1896. 96 S.

P a r s o n s T.R., S t r o n a c h J., B o r s t a l l G.A., P e t t y R. Biological fronts in the Strait of Georgia British Colombia // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1981. Vol. 6, N 2. P. 237-242.

P e a r s o n E.G., C h e n g T.C. Studies on parasitic castration: occurence of gametogenesis - inhibiting factor in extract of Zoogonus lasius (Trematoda) // J. Invertebr. Pathol. 1985. Vol. 46, N 3. P. 239-246.

P e r l H.W., W e b b K.L., B a k e r J., W i e b e W.J. Nitrigen fixation ecology // Nitrogen fixation ecology. Oxford, 1981. P. 193-240.

P o s t m a H. Sediment transport and sedimentation in the estuarine environment // Estuaries. Washington, 1967. Publ. N 83. P. 158-179.

P r e l i m i n a r y r e p o r t on the International 0-Group Fish Survey in the Barents sea and adjacent waters in August/September 1980 // Ann. biol. Cons. int. explor. mer. 1983. Vol. 37. P. 259-266.

P r i t c h a r d D.W. Estuarine circulation patterns // Proc. Amer. Soc. Civil. Engrs. 1955. N 81. P. 11-107.

P r i t c h a r d D.W. What is an estuary: physical viewpoint // Estuaries. Washington, 1967a. Publ. N 83. P. 3-5.

P r i t c h a r d D.W. Observation in coastal plain estuaries // Estuaries. Washington, 1967b. Publ. N 83. P. 37-44.

P r o v a s o l i T. The Arthropoda: Crustacea and Chelicerata // Ann. N.Y. Acad. Sci. 1959. Vol. 77. P. 25-261.

R e p o r t of the International 0-Group Fish Survey in the Berents sea and adjacent waters in August/September 1981 // Ann. biol. Cons. internat. explor. mer. 1984. Vol. 38. P. 228-236.

R e p o r t of the International 0-Group Fish Survey in the Barents sea and adjacent waters in August/September 1982 // Ann. biol. Cons. internat. explor. mer. 1986. Vol. 41. P. 165-172.

R e p o r t of the International 0-Group Fish Survey in the Barents sea and adjacent waters in August/September 1983 // Ann. biol. Cons. internat. explor. mer. 1986. Vol. 41. P. 172-180.

R e p o r t of the International 0-Group Fish Survey in the Barents sea and adjacent waters in August / September 1984 // Ann. biol. Cons. internat. explor. mer. 1986. Vol. 41. P. 180-188.

R i e l C. Effect of trematodes on survival of Nassarius obsoletus (Say) // Proc. Malac. Soc. London. 1975. Vol. 41. P. 527-528.

R u d d i m a n W.F., M c J n t y r e A. The North Atlantic Ocean during the last deglaciation // Paleogeogr., Paleoclimatol., Paleoecol. 1981. Vol. 35. P. 145-214.

S a e l e n O.H. The natural history of the Hardangerfjord. 3. The hydrographical observations 1955-1956 // Sarsia. 1962. N 6. P. 1-26.

S a e l e n O.H. Some features of the hydrography of Norwegian fjords // Estuaries. Washington, 1967. Publ. N 83. P. 63-70.

S a r s G.O. Mollusca regions arcticae Norvegiae // Bidrag fil Kundskaben our Norges Arktiske Fauna. Christiania, 1878. Vol. 1. P. 1-466.

S a r s G.O. Nogle Bemaerkinger om den marine Faunas Character ved Norges nordlinge Kyster // Tromsö Aaarshfter. 1879. Vol. II. P. 1-82.

S h a w D.D. Oxygen control mechanisms in nitrigen-fixing systems // Current developments in biological nitrogen fixation. New York, 1986. P. 111-134.

S h i b a I., S i m i d u U., T a g a N. Distribution of marine bacteria which contains bacteriochlorophyll // Appl. Environ. Microbiol. 1979. Vol. 38. P. 43.

S i e b u r t h J. Microbial seascapea. Baltimor etc., 1976. 235 p.

S i n d e r m a n C.J. Ecological studies of dermatitis-producting schistosome larvae in northern New England // Ecology. 1960. Vol. 41, N 4. P. 678-684.

S i n d e r m a n C.J., F a r r i n A.E. Ecological studies of Cryptocotyle lingua (Trematoda: Heterophyidae) whose larvae cause „pigment sports" of marine fish // Ecology. 1962. Vol. 43, N 1. P. 69-75.

S i m p s o n E.H. Measurement of diversiti // Nature, 1949. Vol. 163, N 4148. P 1-688.

S k j o l d a l H.R., H a s s e l A., R e y F., L o e n g H. Spring phytoplankton and zooplankton reproduction in the central Barents sea in the period 1979-1984 // Proc. third Soviet-Norwegian symposium. Murmansk, 1987. P. 59-91.

S l a g s t a d D. A model of phytoplankton production the marginal sea-ice zone of Barents sea // Model. Indentif. and Contr. 1984. Vol. 5, N 3. P. 129-140.

S l a t e r J.M., C a p o n e D.G. Denitrification in aquifee soil and nearshore marine sediments influenced by groundwater nitrate // Appl. Environ. Microbiol. 1987. Vol. 53, N 6. P. 1292-1297.

S o r e n s e n J. Capacity for denitrification and reduction of nitrate to ammonia in a coastal marine sediment // L.C. 1978a. Vol. 35. P. 301-305.

S o r e n s e n J. Occurence of nitric and nitrous oxides in a coastal marine sediment // L.C. 1978b. Vol. 36. P. 809-813.

S o r e n s e n J. Denitrification rates in a marine sediment as measured by the acetylene inhibition technique // L.C. 1978c. Vol. 36. P. 139-143.

S o r e n s e n J., J o r g e n s e n B., R e v s b e c h N.P. A comparison of oxygen, nitrate and sulfate respiration in coastal marine sediments // Mar. Ecol. 1979. Vol. 5. P. 105-115.

S o s h a r d i R., S i e b u r t h J., Straweeds as a reservoise of Candida yeasts in shore waters // Mar. Biol. 1975. Vol. 30, N 2. P. 105-117.

S o u s a W.P. Host life history and the effect of parasitic castration on growth: a field study of Cerithidea californica Haldeman (Gastropoda: Prosobranchia) and its trematode parasites // J. Exper. Mar. Biol. Ecol. 1983. Vol. 73, N 3. P. 273-296.

S ø r e n s e n T. A new method of astablisching groups of equal amplitude in plant sociology based on similariti a species coutend and its application to analysis of the vegetation on Danish commons // Kgl. Dan. Videnskap. selskab. biol. skr. 1948. Vol. 5, N 4. P. 1-34.

S t a n i e r R.Y. Studies on marine agar-digesting bacteria // J. bacteriol. 1941. Vol. 42. P. 1-527.

S t e e l e J.H. Spatial heterogenity and population stability // Nature. 1974. Vol. 248. P. 1-83.

S t e p h e n s o n T.A. The causes of the vertical and horisontal distribution of organisms between tide-marks in South Africa // Proc. Linn. soc. London. 1943. N 3. P. 219-232.

S t e p h e n s o n T.A., S t e p h e n s o n A. The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts // Ecology. 1949. Vol. 37, N 2. P. 289-305.

S t e w a r t W.D.P. Some aspects of structure and function in N_2-fixing cyanobacteria // Ann. Rev. Microbiol. 1980. Vol. 34. P. 497-536.

S u l l i v a n J.T., C h e n g T.C., H o w l a n d K.H. Studies on parasitic castration: Castration of Ilyanassa obsoleta (Mollusca: Gastropoda) by several marine trematoddes // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1985. Vol. 104, N 2. P. 154-171.

S u n d b y H., S o l e m d a l P. The egg production of Arcto-Norwegian cod (Gadus morhua L.) in the Lofoten area estimated by egg surveys // Proc. Soviet-Norwegian symposium on reproduction and recruitment of Arctic cod. Leningrad, 1983. P. 116-138.

S v e r d r u p H.U. On condition for the vernal blooming of phytoplankton // J. Cons. perman. int. explor. mer. 1953. N 18. P. 287-295.

T a l l m a r k B., N o r r g r e n G. The influence of parasitic trematodes on the ecology of Nassarius reticulatus (L.) in Gullmar Fjord (Sweden) // Zoon. 1976. Vol. 2, N 2. P. 149-154.

T h o r s o n G. Reproductive and larval ecology of marine botton invertebrates // Biol. Revs. Cambridge Phil. Soc. 1950. Vol. 25. P. 1-45.

T i l s e t h S. The distribution of cod larvae and prey organisms in the Lofoten area related to critical prey concentrations // Proc. Soviet-Norwegian symposium on reproduction and recruitment of Arctic cod. Leningrad, 1983. P. 36-71.

T i l s e t h S., E l l e r t s e n B. Food consumption rate and gut evacuation processes of first feeding larvae cod (Gadus morhua L.) // Flødevigen rapportser. 1984. N 1. P. 167-182.

V a i l l a n t L. Nouvelles estudes sur les littorals // Ann. Sci. nat. Ser. 7. Zool. 1891. Vol. 12. P. 39-50.

V e l d k a m p H. Study of two marine agar-decomposing facultatively anaerobic Myxobacteria // J. gen. Microbiol. 1961. Vol. 26. P. 331-242.

V e r n b e r g W.B., V e r n b e r g F.J. Influence of parasitism on thermal resistence of the mud-flat snail Nassa obsoleta Say // Exper. Parasitol. 1963. Vol. 14, N 3. P. 330-332.

V i n c e n t E., B e r g e r W. Planktonic forminifera and their use in paleoceanography // The oceanic lithosphere. The sea. 1981. Vol. 7. P. 1025-1119.

W e l s h m e y e r N.A., L o r e n z e n C.J. Chlorophyll budgets: zooplankton grazing and phytoplankton grouth in a temperate fjord and the Central Pacific Gyres // Limnol. and Oceanogr. 1985. Vol. 30, N 1. P. 1-21.

W e r t h E. Fjorde, Fjärde und Föhrden // Z. Gletscherkunde und Glaziolgeol. 1909. Vol. 3, N 5. P. 756-789.

W i b o r g K.F. Investigation on cod larvae in the coastal waters of Northern Norwey // Fishery and Marine Invest. 1948. Vol. 9, N 3. P. 1-27.

W i b o r g K.F. Investigation on pelagic fry of cod haddock in coastal and offshore areas of northern Norway in July- August 1957 // Fiskeridir. skr. Ser. Havunders. 1960a. Vol. 12, N 8. P. 1-18.

W i b o r g K.F. Investigation on eggs and larvae of commercial fishes in Norwegian coastal and offshore waters in 1957-1958 // Fiskeridir. skr. Ser. Havunders. 1960b. Vol. 12, N 7. P. 1-27.

W o h l a f a r t h G.W. Decline in natural fisheries - a genetic analysis and suggestion for recovery // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1986. Vol. 43, N 6. P. 1298-1306.

ABSTRACT

The monography is a collective attempt to discuss for the first time and to generalize the amassed knowledge about natural environment and peculiarities of the marine communities functioning in zones of the intensive exchange of substances and energy in seas off the Northern Europe.

Analysis of common features in the structure, dynamics and history of polar marine ecosystems, basic oceanographic aspects of bioproductivity formation of the Northern Europe seas is given especially in polar front zone, in ice edge zone, in separation boarders - shore-sea and bottom-water. Functional role of microbic coenoses, communities of phyto-and zooplankton, cryoflora is shown. Ouantitative aspects of the pelagic ecosystem functioning are considered. Systematics and ecology of marginal basins, structure and changes of the botton fauna in subarctic regions are discussed. The particularities of the reproduction of mass fish species and the main food relationships of fish in the Polar seas are elucidated. An estimation of the r le of parasites in ecosystems of the northern seas is given.

The book is designed for marine biologists of different specialization, ecologists, geographers, geologists, fishery organization workers and lecturers, post-graduates and students as well.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3

Глава 1. Общие черты строения, динамики и истории полярных морских экосистем (Г.Г. Матишов) 5
1.1. Общие положения 5
1.2. Оледенение морей Северной Европы 7
1.3. Особенности эволюции морских экосистем 9
1.4. Строение и современное функционирование морских экосистем 11
1.5. Морские экосистемы и человек 17
1.6. Современные задачи морской экологии 19
Глава 2. Основные океанографические черты формирования биопродуктивности морей европейского Севера 21
2.1. Особенности среды обитания организмов в зонах повышенной и интенсивной трансформации вещества и энергии (В.С. Петров, Н.М. Адров) 21
2.2. Структура и изменчивость полярной фронтальной зоны в Баренцевом море (М.М. Забрускова) 30
2.3. Гидрохимическая структура вод полярной фронтальной зоны Баренцева моря (Г.В. Ильин) 36
2.4. Гидрохимический режим вод в зоне кромки льдов (О.Н. Березин) 41
2.5. Биогеохимический круговорот элементов питания на границах раздела берег–море и дно–вода (Л.Г. Павлова) 48
Глава 3. Роль микробных ценозов в экосистемах морей европейского Севера 52
3.1. Бактериопланктон (Н.Г. Теплинская) 52
3.2. Бактериобентос (Н.Г. Теплинская) 62
3.3. Микроорганизмы на литорали Баренцева моря (И.Е. Мишустина, М.И. Москвина, Ю.М. Миллер) 66
Глава 4. Экосистемы фронтальных зон и морских дрейфующих льдов (С.Ф. Тимофеев) 77
4.1. Хлорофилл фронтальных зон Баренцева моря (В.М. Савинов) 78
4.2. Зоопланктон фронтальных зон Баренцева моря (С.Ф. Тимофеев) 84
4.3. Функциональные характеристики криофлоры в морях европейского бассейна Арктики (Л.Л. Кузнецов) 89
Глава 5. Структура и функционирование сообществ зоопланктона (О.К. Фомин) 92
Глава 6. Система и экология краевых бассейнов (В.Н. Семенов) 106
6.1. Природные и искусственные морские бассейны Севера на разных этапах изоляции 107
6.2. Анализ экологически значимых признаков и системных параметров краевых бассейнов 110
6.3. Краткая характеристика общепринятых категорий морских краевых бассейнов 131
6.4. Параметрическая классификация морских краевых бассейнов и основные экосистемные закономерности 135
Глава 7. Структура и изменения донной фауны субарктических районов 146
7.1. Распространение видов бентоса и вопросы биогеографического районирования северных морей (Т.В. Антипова, Н.В. Денисенко, В.Н. Семенов) 146
7.2. Многолетние изменения донной фауны в переходных биогеографических районах на примере моллюсков Баренцева моря (Ю.И. Галкин) 157
Глава 8. Особенности воспроизводства массовых видов рыб полярного бассейна (Г.В. Норвилло, С.Г. Антонов, О.В. Карамушко, Н.В. Мухина) 165
Глава 9. Основные пищевые взаимоотношения рыб полярных морей (Э.Л. Орлова, Е.Г. Берестовский, С.Г. Антонов, Л.И. Карамушко, Г.П. Низовцев, Н.А. Ярагина) 182
Глава 10. Паразиты в экосистемах северных морей (К.В. Галактионов, А.А. Добровольский) 199
Литература 218
Abstract 239